Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Strepsipteren.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt der

hohen mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Universität Freiburg i. Br.

von

Paul Rösch

aus Freiburg i. Br.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena

1913.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545322_0065

Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Strepsipteren.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt der

hohen mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Universität Freiburg i. Br.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

von

Paul Rösch
aus Freiburg i. Br.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena
1913.

Dekan:

Geheimrat **Himstedt.**

Referent:

Exzellenz Professor **Weismann.**

Abdruck aus der „Jenaischen Zeitschrift“, Bd. L, Heft 1. 1913.

Einleitung.

Die merkwürdige Insektengruppe der Strepsipteren rief schon lange das Interesse der Naturforscher wach. Aber erst v. Siebold (1843) gelang es, die Hauptzüge der Metamorphose festzulegen und ihre damalige Biographie von manchem unrichtigen Beiwerk zu befreien. Allein er beschränkte sich hierbei auf die Beschreibung der Veränderungen der äußeren Körperformen. Die Metamorphose der inneren Organe der Insekten überhaupt war damals noch fast gänzlich unbekannt. Erst die ausführlichen Untersuchungen Weismanns (1864) über die Dipterenentwicklung zeigten, daß die inneren Organe der Insekten während der Metamorphose mindestens ebenso durchgreifende Umwandlungen erfahren, wie die äußere Körpergestalt. Sie wurden grundlegend für eine große Anzahl von Arbeiten über embryonale und postembryonale Insektenentwicklung. Von diesen neuen Gesichtspunkten aus wurden dann in neuerer Zeit auch die Strepsipteren wieder untersucht, und zwar sind hauptsächlich zwei Arbeiten zu nennen: diejenige des Amerikaners Ch. Th. Brues (1903), der vornehmlich die Embryologie von Xenos Pekii beschreibt, und jene des Russen Nassonov, ins Deutsche übersetzt von A. v. Sipiagin (1910), welche die Morphologie und postembryonale Entwicklung von Xenos, Stylops und Halictophagus zum Gegenstand hat. Daß so wenige Untersuchungen über diesen Gegenstand vorliegen, rührt wohl daher, daß die Strepsipteren nicht gerade häufige Insekten sind.

Im März 1910, bevor die deutsche Übersetzung der Nassonovschen Untersuchungen vorlag, begann ich auf Veranlassung

von Herrn Geheimrat Weismann die innere Metamorphose des Männchens von Xenos Rossii zu studieren. Diese Art trifft man in Freiburg nicht selten in Polistes gallica an. Um mir die verschiedenen Altersstufen zu verschaffen, wurden möglichst oft frei lebende Wespen gefangen, die dann teilweise sofort, teils erst, nachdem ich sie gewisse Zeit in Gefangenschaft gehalten hatte, auf ihre Parasiten untersucht wurden. Auf diese Weise gelang es, eine ziemlich lückenlose Entwicklungsreihe zu erhalten, an deren Anfang mir leider nur die springenden Larven und die allerjüngsten Stadien fehlen, die sich eben in eine parasitäre Larve verwandelt haben. Hier möchte ich Herrn K. Strohm meinen besonderen Dank aussprechen für die liebenswürdige und bereitwillige Überlassung von lebendem und fixiertem Material, sowie von mancher fertigen Schnittserie, wodurch mir die oft mühevolle Materialbeschaffung wesentlich erleichtert wurde.

Die Wespen wurden vor der Präparation chloroformiert, und die ihrer Leibeshöhle sorgfältig entnommenen, lebenden Parasiten in heißem Sublimat fixiert. Die Tiere färbte ich dann mit Alaunkarmin oder Delafieldschem Hämatoxylin, um eine genaue Orientierung beim Schneiden zu ermöglichen. Als die geeignetste Einbettungsmethode erwies sich schließlich diejenige durch Xylol in Paraffin; es wurde auch die Einbettung aus Zedernholzöl angewandt und die Celloidinmethode versucht, die aber keine so gleichmäßig guten Resultate lieferten. Schnitte von 5, 7,5 und 10 μ Dicke wurden mit Hämatoxylin nach Delafield unter Gegenfärbung mit Pikrokarmin oder Eosin tingiert, das letztere nur, wenn aus irgend einem Grunde das Pikrokarmin nicht angenommen wurde. Auch wandte ich die Färbung mit Heidenhains Eisenhämatoxylin an, nach Vorfärbung mit Bordeauxrot, die namentlich für die Sichtbarmachung von Basalmembranen, Stäbchen, Zellgrenzen u. dgl. gute Dienste tat.

I. Die Extremitätenentwicklung.

Die Geschichte unserer Kenntnis von der Extremitätenentwicklung der Insekten glaube ich übergehen zu dürfen, da sie in der Arbeit von S. Jusbaschjanz (1910) über die nachembryonale Entwicklung der Stratiomyden eine eingehende Behandlung erfahren hat. Ich möchte deshalb auf seine Arbeit verweisen, namentlich auch aus dem Grunde, weil man in ihr gerade die neuesten Probleme klar zusammengestellt findet.

Anlagen von Körperanhängen werden bei den Strepsipteren von Ch. Th. Brues schon für ihre embryonale Zeit beschrieben und zwar drei Beinpaare und je ein Paar Mandibeln, Maxillen und Antennen. Diese liefern aber die Extremitäten der springenden Larve, auf die hier nicht eingegangen werden soll. Nachdem diese frei lebende sich zu einer parasitären Larve umgewandelt und sich gehäutet hat, beginnen sich von neuem Extremitätenanlagen zu bilden, jedoch nur für die männliche Imago. Es ist deshalb der Nachweis dieser Imaginalscheiben ein sicheres Kriterium für das Geschlecht der betreffenden Larve. Die Entwicklung dieser Körperanhänge wurde von mir näher untersucht. Bevor ich aber zu der eigentlichen Schilderung übergehe, möchte ich die kurzen Mitteilungen Nassonovs hierüber anführen, da seine Originalarbeit russisch ist, und seine Übersetzung von A. v. Sipiagin, herausgegeben von K. Hofeneder S. J., nicht hinreichend bekannt sein dürfte.

„Die Anlagen der äußeren Körperteile der Puppe erscheinen (wie wir schon gesehen haben) sehr früh unter den Chitintegumenten der Larve. In jenem Larvenstadium, wo die ersten Merkmale auftreten, durch welche sich die männlichen Larven von den weiblichen unterscheiden (Taf. II, Fig. 13), beginnen auf der Epidermis der äußeren Thoraxtegumente sich ein Paar Verdickungen zu bilden, mit welchen sich eine Zellenanhäufung mesodermalen Ursprungs von innen vereinigt. Bei der weiteren Entwicklung vergrößern sich diese Verdickungen, werden mehr gewölbt und beginnen sich einzustülpen. Auf diese Weise bildet sich eine sackartige Vertiefung, deren Wände aus flachen Epithelzellen gebildet sind und auf deren Grunde die oben genannte Verdickung liegt. Diese Verdickungen werden immer gewölbter und verwandeln sich schließlich in spitzenartige, mit Querfalten versehene Anhänge, in deren Höhlungen die oben genannten Zellen einwandern, welche hauptsächlich zur Bildung der Muskeln dieser Anhänge dienen. Schließlich treten diese Anhänge allmählich heraus, und später bilden sich aus ihnen die Beine der Puppe und dann die des ausgebildeten Insektes."

Die jüngste von mir aufgefundene Extremitätenanlage gehört einer parasitären Larve an, die etwa der Taf. III Fig. 13, der Nassonovschen Arbeit entspricht. Sie stimmt also dem Alter nach mit den ersten Nassonovs überein. In Taf. I, Fig. 1 ist diese Anlage wiedergegeben. Es ist eine mesothorakale, rechte Beinanlage einer etwa 1 mm großen Larve, auf dem Querschnitt

getroffen. Die Figur ist so orientiert, daß die Körperoberfläche nach oben gekehrt ist. Man erkennt eine, von der Fläche gesehen, kreisrunde Hypodermisverdickung, die vollständig frei zutage liegt. In der Mitte kann man mehrere Reihen von Kernen übereinander zählen, während die Ränder der Anlage allmählich in die einschichtige Hypodermis übergehen. Nach der Basis zu stehen die Kerne dicht gedrängt, während peripher ein kernfreier Plasmaraum verbleibt. Die Plasmabezirke der einzelnen Zellen sind nur schwach gegeneinander abgesetzt. Die Zellen der Anlage unterscheiden sich von denen der Hypodermis nur wenig: die Färbungsintensität ist ungefähr die gleiche, die Kerne der imaginalen Anlage sind eiförmig, und die Zellen langgestreckt, angenähert senkrecht zur Körperoberfläche orientiert, während die Kerne der Hypodermis mehr kugelig und ihre Zellen fast isodiametrisch sind. (Taf. I, Fig. 1 *hyp.*) Der Übergang von den Zellen der einen Art zu denen der anderen ist ganz allmählich. An die Anlage herantretende Tracheen oder Nerven sind nicht nachweisbar, so daß diese als Anlaß für deren Bildung nicht in Anspruch genommen werden dürfen. Dem Grunde der Beinanlage zieht sich eine sehr dünne, hyaline Basalmembran entlang, die den Abschluß der Hypodermis samt ihrer Verdickung nach dem Körperinnern bildet. Außen ist die Hypodermis von einer Chitinhülle überzogen, die sich auch der Beinanlage eng anschmiegt. Sie ist so dünn und zart, daß diese Larven bei einer unsanften Berührung sofort platzen und man deshalb beim Präparieren, Färben usw. mit der größten Vorsicht verfahren muß.

Die Hypodermis ist auf diesem Stadium vollständig kahl. Es fehlen also Haare und Tastborsten, wie sie z. B. von den Stratiomyden beschrieben worden sind.

Obgleich das Stadium der Taf. I, Fig. 1 nicht als die allerjüngste Anlage angesehen werden darf, ist es doch zweifellos, daß die ganze Imaginalscheibe ausschließlich hypodermaler, also ektodermaler Herkunft ist. Noch frühere Stadien habe ich nicht auffinden können, weil die Aufsuchung der ersten Anlage sehr große Schwierigkeiten bietet, da weder Haare noch Tracheen oder Nerven die Örtlichkeit ihrer Entstehung kennzeichnen. Da ferner in Taf. I, Fig. 1 die Zellen der Verdickung denen der übrigen Hypodermis sehr stark gleichen und ganz allmählich in sie übergehen, so glaube ich, daß die Urimaginalzellen sich von vornherein wahrscheinlich gar nicht äußerlich von den Hypodermiszellen unterscheiden, daß sie also auch nicht als solche auf den frühesten

Entwicklungsstufen erkannt werden können, im Gegensatz zu den Stratiomyden, wo sich die ganze Extremität auf eine einzige Imaginalscheibenmutterzelle zurückführen läßt (Jusbaschjanz [1910]).

Dicht an die Imaginalscheibe schließen sich nach innen einzelne Mesenchymzellen (Taf. I, Fig. 1 *mz*) an, die sich teilweise als Pfropf gegen die Anlage vordrängen. Die Basalmembran ist an dieser Stelle nicht mehr nachweisbar, sei es, daß sie von den vordringenden Zellen aufgelöst wird, sei es, daß sie durch die Vorwölbung stark gedehnt oder zerrissen wird und deshalb sich der Beobachtung entzieht.

Die Mesodermzellen sind von den ektodermalen leicht zu unterscheiden. Denn sie sind ungefähr kubisch und besitzen schwächer färbbare, kugelige Kerne und ziemlich gut erkennbare Zellgrenzen. Auch sind alle Übergänge vorhanden von den mesenchymalen Wanderzellen bis zu jenen, die sich schon aneinander gereiht und dem Ektoderm angelagert haben. Diese Zellen stellen ein fremdes Element in der rein ektodermalen Imaginalscheibe dar. Das zeigt sich auch schon daran, daß sie sich leicht beim Fixieren von der Hypodermis abheben (Taf. I, Fig. 1).

Im weiteren Verlauf der Entwicklung nimmt die Konkavität der inneren Begrenzungsfläche, die schon auf Taf. I, Fig. 1 schwach ausgeprägt ist, stetig zu. Gleichzeitig damit machen sich jetzt auch die ersten Anfänge der Peripodalraumbildung bemerkbar. Da diese prinzipiell auf dieselbe Weise verläuft bei allen Extremitätenanlagen, so können zu ihrer Veranschaulichung auch die entsprechenden Bilder von den Schwinger- und Flügelimaginalscheiben (Taf. I, Fig. 2 und 3) herangezogen werden, insoweit, als die Abbildungen von Beinanlagen hierzu nicht ausreichen. Man sieht auf den Schnitten, die in Taf. I, Fig. 2 und 3 wiedergegeben sind, von den Rändern der Anlage her sich keilförmige, helle Höfe bilden, deren Spitzen nach innen gerichtet sind (Taf. I, Fig. 2 und 3 *vpr* und *dpr*). Stellt man sich die Anlage körperlich vor, so wird der keilförmige Streifen zu einem Ring, der, von innen nach außen sich verbreiternd, die ganze Hypodermisverdickung umschließt. Diese helle Zone ist wahrscheinlich durch ein Zurückweichen der Kerne entstanden. Sie ist zunächst noch solid. Die umliegenden Kerne beginnen bereits, sich senkrecht zur Oberfläche des Kegelmantels einzustellen. Die Chitinmembran ist dicker geworden, liegt beim lebenden Tier der

Anlage dicht auf, und hebt sich erst beim Fixieren ab. Schließlich (Taf. I, Fig. 4) sinkt der helle Hof ein, es entsteht eine enge Falte, in die schon eine dünne Cuticula abgeschieden wird, welche mit der übrigen Chitinbedeckung zusammenhängt. Die innere Wand (Taf. I, Fig. 4*z*) stellt die äußere seitliche Begrenzung der imaginalen Beinanlage dar, während die äußere Wand (Taf. I, Fig. 4*a*) des Spaltraums zu der der Beinanlage zugekehrten Begrenzungsfläche der späteren Peripodalmembran wird.

Im folgenden möchte ich in der speziellen Darstellung der Entwicklung der Beine fortfahren. Das nächste abgebildete Stadium (Taf. I, Fig. 4) zeigt, daß sich die Kerne gegenüber Taf. I, Fig. 1 vermehrt haben und daß die ganze Anlage gewachsen ist. Dieses Wachstum spricht sich namentlich in einer Vergrößerung des Extremitätenlumens aus, in dem sich die mesodermalen Wanderzellen auszubreiten beginnen. Jeder Zelle ist aber noch mit Sicherheit ihre Herkunft anzusehen. Die Achse des Lumens steht ungefähr senkrecht zur Körperlängsachse, was auf diesem Stadium noch für alle thorakalen Imaginalscheiben gilt. Der weitere Entwicklungsgang der Beinanlage ist dadurch charakterisiert, daß sie sich immer mehr in die Länge dehnt (Taf. I, Fig. 5 und 6), während sie gleichzeitig unter das Niveau der Hypodermis versenkt wird. Es hat den Anschein, als ob die auf diesen Stadien stark wachsende Peripodalmembran (Taf. I, Fig. 6) die ganze Anlage mit sich in die Tiefe zöge. Auf dem Stadium von Taf. I, Fig. 6 zeigt die Beinanlage am Rande Einkerbungen, die das Bein in einzelne Abschnitte zerlegen. Ihre Umbildung zu den späteren Beingliedern habe ich indes nicht weiter verfolgt.

Die Zellen des Mesenchyms sind sehr zahlreich geworden, so daß sie das ganze Extremitätenlumen erfüllen. Einige fangen auch schon an sich zu strecken und leiten dadurch die Umwandlung zu Muskeln ein. Kernteilungen konnten im Mesoderm nicht gefunden werden, so wenig wie im ektodermalen Teile der Beinanlage. Aber trotzdem findet die Vermehrung des Mesoderms wahrscheinlich nicht ausschließlich durch Zelleinwanderung statt, sondern auch durch Zellteilung der früher eingewanderten mesenchymalen Wanderzellen.

Damit möchte ich die Schilderungen der Entstehung der Beinanlagen abschließen, und übergehen zu der Entwicklung der dorsalen thorakalen Anhänge, soweit sie sich von derjenigen der Beine unterscheidet.

Auch Nassonov hat ihre Entstehung verfolgt: „Die Flügelanlagen treten etwas später auf in Form zweier Falten, die vom Dorsalteil auf den Seiten des Körpers, dort, wo die Stigmen liegen, ausgehen. Diese Flügelanlagen gehen tief in den Körper hinein und sind deshalb von außen wie mit einer Hautfalte bedeckt, durch welche ein vom Stigma abzweigender Tracheenstamm geht. Diese Falte atrophiert später und die Flügel gelangen nach außen. Die kolbenartigen Dorsalanhänge des Mesothorax entstehen so wie die Flügel in der Form von Falten, welche vom Dorsalteil auf den Seiten des Körpers ausgehen, aber sie liegen nach außen unter dem Chitin und sind von keiner Hautfalte bedeckt. Die Thoraxwand der Puppe und später die des erwachsenen Männchens bildet sich unmittelbar aus den Thoraxwänden der Larve und dabei atrophieren die Falten, welche infolge des Auftretens der Anhänge entstehen, oder besser gesagt, sie werden zusammengezogen."

Meine eigenen Untersuchungen erweitern Nassonovs Angaben und bestätigen sie auch im allgemeinen, während sie in einigen Einzelheiten von ihnen abweichen.

Die frühesten Stadien der dorsalen, thorakalen Anhänge (Taf. I, Fig. 2 und 3) zeichnen sich im Gegensatz zu den Beinanlagen durch ihre flächenhafte Ausbreitung aus. Zwar sind die dorsalen Anlagen, absolut genommen, etwas dicker als die ventralen, die Kerne sind hier 8—10reihig übereinander angeordnet gegenüber 4—5 Reihen bei den Beinanlagen. Betrachtet man aber das Verhältnis der Länge zur Dicke auf einem medianen Schnitt, so ergibt sich die Richtigkeit der obigen Behauptung. Auffallender noch als diese Größenunterschiede ist die bedeutend flachere Wölbung bei Schwinger- und Flügelanlagen im Vergleich zu derjenigen der Beine. Einen weiteren Unterschied bildet die etwas spätere Einsenkung des Extremitätenlumens, die fast gleichzeitig mit der des Peripodalraumes vor sich geht. Auch bemerkt man an der Innenfläche der dorsalen Anlagen nur wenige Mesodermzellen. Dagegen spannt sich weiter außen über die konkave Schwingeranlage bald ein zusammenhängender Mesenchymstrang, ein späterer Schwingermuskel (Taf. I, Fig. 2*mz*). Des weiteren nimmt die Entwicklung den Verlauf, daß Flügel- und Schwingeranlage in die Länge wachsen, das Lumen aber, im Gegensatz zu den Beinanlagen, klein bleibt und mit wenig Mesenchym ausgefüllt ist (Taf. I, Fig. 7 und 8*mz*). Dieses ist nur einschichtig; aber früher als bei den ventralen thorakalen Extremitäten treten

Tracheen mit ihm in Verbindung. In die ventrale Peripodalmembran sieht man einen kräftigen Tracheenast hereinwachsen und den Raum zwischen ihren beiden Lamellen einnehmen. Die Peripodalmembran selbst ist sehr gut und zunächst noch vollkommen symmetrisch ausgebildet, und schließt einen großen Peripodalraum ein (Taf. I, Fig. 7 *pm*).

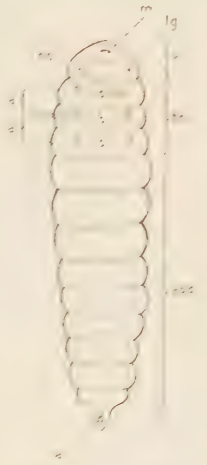
Im folgenden bleibt bei der Schwingeranlage der hintere Teil, beim Flügel der vordere Teil der Peripodalmembran auf dem Stadium von Taf. I, Fig. 7 oder 8 stehen, während ihre vorderen (*vpm*, Textfig. 2) resp. hinteren (*hpm*, Textfig. 2) Partien um so kräftiger auswachsen. Diese asymmetrisch ausgebildeten Peripodalmembranen bedecken indes die thorakalen Anlagen vollkommen (Textfig. 2, p. 10). Es ist also nicht richtig, wenn Nassonov sagt, die Schwingeranlage sei „von keiner Hautfalte bedeckt". Denn die Peripodalraumbildung ist bei den thorakalen Anlagen gleichmäßig gut. Ja, er selbst bildet sogar ein Stück davon ab in Taf. I (III), Fig. 25 auf der rechten Seite seines mesothorakalen Querschnitts.

Durch diese Darstellung sind zugleich die Schwinger als den Vorderflügeln der übrigen Insekten homologe Organe nachgewiesen. Sie stellen sich aber nicht einfach dar als rudimentäre Vorderflügel, als durch Hemmungsvorgänge auf niederer Entwicklungsstufe zurückgehaltene Gebilde, sondern als Organe, deren Entwicklung, ihrer späteren veränderten Funktion entsprechend, von derjenigen des Vorderflügels von einem gewissen Stadium aus divergiert. Die Schwingeranlage bleibt nämlich ungefähr auf der Entwicklungsstufe von Taf. I, Fig. 7 im Längen- und Flächenwachstum hinter der Flügelanlage zurück. Sie nähert sich einer mehr zylindrischen Form, während die Flügelanlage sich in die Fläche ausdehnt und sich bald häufig faltet. Schließlich möchte ich noch erwähnen, daß ich auf keinem Entwicklungsstadium im Schwinger Gebilde wahrnehmen konnte, welche sich mit den bei Coleopteren vorkommenden „Chitinsäulen" vergleichen ließen.

Es ist nun noch die relative Lage und Größe der verschiedenen Imaginalscheiben am Thorax zu betrachten, wobei ich diese Ausführungen auch auf die Kopfextremitäten ausdehnen möchte. Diese letzteren können kurz behandelt werden, weil für die Art ihrer frühen Entwicklung genau dasselbe gilt, was bei den Beinanlagen ausführlich dargestellt wurde.

In jugendlichen Larven sind die Thorakalsegmente (Textfig. 1) ungefähr alle gleich groß. Infolgedessen ist auch der Abstand je

zweier ventraler Imaginalscheibenpaare voneinander für je zwei Segmente gleich (*a*, Textfig. 1). Aber auch die Entfernung der einzelnen Beinanlagen voneinander in einem Segment ist für alle drei Segmente angenähert dieselbe (*b*, Textfig. 1). Bei der Imago und schon bei alten Larven hat sich das wesentlich geändert. Denn allmählich rücken die Beinanlagen im Pro- und Mesothorax nach seitwärts auseinander und durch eine starke Streckung des Metathorax werden die Beinanlagen dieses Segments von denen der übrigen Thorakalsegmente stark abgerückt (Textfig. 2). Diese Figur (Textfig. 2) stellt einen Sagittalabschnitt durch eine unmittelbar vor der Verpuppung stehende Larve dar. Die Abbildung ist schematisiert, insofern mehr eingezeichnet ist, als auf einem Schnitt getroffen werden kann. Es wurden dabei immer die medianen Schnitte durch die einzelnen Teile kombiniert. Aber sie wurden mit dem ABBÉschen Zeichenapparat eingetragen, so daß deren Größe und Form durchaus der Wirklichkeit entspricht. Die Figur zeigt, daß sich die Beinanlagen, namentlich die prothorakalen, während der Metamorphose zur Längsachse des Körpers neigen, und zwar nach vorn, während sie auf den jüngeren Stadien dazu senkrecht stehen. Auch zeigen die Beinanlagen schon deutlich die Gliederung, aus der später die einzelnen Beinabschnitte hervorgehen.



Textfig. 1. Männliche Larve in der Aufsicht auf die Ventralseite. (Nach NASSONOV.) *m* Mundöffnung; *lg* Larvenocellus; *bg* Imaginalscheiben der Beine; *a* After; *k* Kopf; *th* Thorax; *abd* Abdomen.

Die Flügelanlage wird durch die Streckung des Metathorax nicht mit nach hinten verlagert, sondern bleibt im vorderen Teil des Segments liegen, so daß sie später ziemlich weit nach vorn gerückt erscheint, und ungefähr in die Höhe der mesothorakalen Beinanlage zu liegen kommt (Textfig. 2). Auch die Schwingeranlage ruft den Eindruck hervor, nach vorn verschoben worden zu sein. Sie ist in der Höhe der prothorakalen Beinanlage anzutreffen. Schwinger- und Flügelanlage liegen ungefähr in einer Ebene, aber in entgegengesetzter Richtung, und parallel zur Körperoberfläche ausgebreitet. Nur auf diese Weise ist eine sehr weitgehende Entwicklung in der Peripodaltasche möglich. Der Sagittalschnitt von Textfigur 2 gibt uns auch Aufschluß über die Kopfimaginalscheiben. Unter ihnen fällt besonders die große dorsale,

distal noch ungeteilte Antennenanlage mit ihrem gut ausgebildeten Peripodalraum auf. Diese größte Extremitätenanlage des Kopfes wird bereits von vornherein an derjenigen Stelle des Kopfes angelegt, an der die ausgebildeten Antennen am fertigen Tier zu suchen sind. Es sind also ausgesprochen dorsale Hypodermisderivate. Es ist das aber eine bloß scheinbare Ausnahme jener Tatsache, die Weismann ihre Entdeckung verdankt, daß nämlich die Antennenanlagen ventrale Gebilde sind. Denn die embryonal beschriebenen Anlagen nehmen eine typisch ventrale Lage ein. Ich verweise auf die Abbildung, die Ch. Th. Brues von einem Xenosembryo gibt. Ein weiterer Unterschied zwischen postembryonalen und embryonalen Antennen ist der, daß die ersteren die größten Anlagen am Kopfe darstellen, während die letzteren als die kleinsten Anlagen sogar von denen der Mandibeln und Maxillen an Volumen weit übertroffen werden.

Textfig. 2. Idealer Sagittalschnitt durch eine ausgewachsene Larve. *atg* Antennenanlage; *ch* Chitincuticula; *flg* Flügelanlage; *hyp* Hypodermis; *m* Mesoderm der Extremitäten; *md* Mandibel; *prbg* Prothorakale Beinanlage; *msbg* Mesothorakale Beinanlage; *mtbg* Metathorakale Beinanlage; mx_1 erste Maxille; *ol* Oberlippe; *pm* Peripodalmembran; *vpm* vorderer Teil der Peripodalmembran des Schwingers; *hpm* hinterer Teil der Peripodalmembran des Flügels; *srg* Schwingeranlage; *tr* Trachee.

An die Antenne schließt sich ventral eine Hautfalte an (*ol*, Textfig. 2), die wahrscheinlich als Anlage einer rudimentären Oberlippe zu deuten ist. Auf sie folgen die Mandibeln und ersten Maxillen. Anlagen von zweiten Maxillen konnten nicht aufgefunden werden. Ebensowenig waren Verdickungen, die dem späteren Mundkegel entsprechen könnten, auf diesen Stadien nachweisbar. Dieser wird offenbar erst später angelegt, was mit seiner sekundären Erwerbung in Zusammenhang gebracht werden kann.

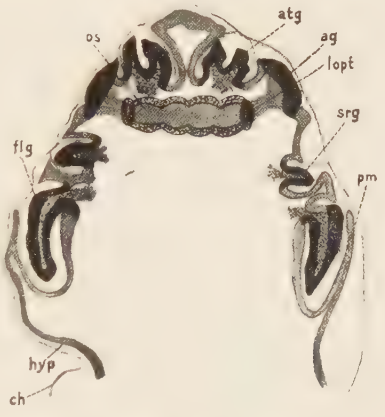
Ein dorsaler Frontalschnitt durch eine junge Puppe (Textfig. 3) zeigt zunächst, daß die laterale Achse größer ist als die dorsoventrale, da beide Längsschnittsschemata bei derselben Vergröße-

rung mit dem Zeichenapparat entworfen worden sind. Allerdings ist Textfig. 3 nach einem etwas älteren Individuum gezeichnet als Textfig. 2. Aber die Altersdifferenz ist zu gering, um damit jenen Größenunterschied erklären zu können. Man bemerkt ferner die Antennen, die hier schon vorn zweigespalten sind (*atg*, Textfig. 3). Weiter rückwärts sind die großen, durch die Lobi optici mit dem Gehirn verbundenen Komplexaugen zu sehen und endlich die Schwinger- und Flügelanlagen.

An diese speziellen Ausführungen möchte ich einige allgemeine Bemerkungen knüpfen, und zwar zuerst über

die Herkunft des Mesoderms in den Extremitäten.

Es handelt sich hierbei um die Entscheidung der Frage: Rührt das Mesoderm von aus Ektoderm abgespaltenen Zellen her oder von den sog. „mesodermalen Wanderzellen"? Eine ausführliche Diskussion dieser Frage findet sich bei KRÜGER (1898) und namentlich bei S. JUSBASCHJANZ (1910). Während KRÜGER durch GANIN den Beweis erbracht glaubt, daß das Mesoderm der Extremitäten durch Delamination vom Ektoderm entsteht, schließt sich JUSBASCHJANZ keiner Ansicht an, sondern läßt die Frage offen. Doch scheint er mehr der Ansicht von KOWALEVSKY, KARAWAIEW u. a. zuzuneigen, daß nämlich das Mesoderm auf mesenchymale Wanderzellen zurückzuführen ist, wozu er auf Grund seiner Abbildungen wohl berechtigt ist. Meine eigenen Untersuchungen haben mich ebenfalls zu dem Resultat gelangen lassen, daß das Mesoderm der Extremitäten von mesenchymalen Wanderzellen herrührt. Denn man sieht, wie ich schon gezeigt habe, daß sich zunächst mesenchymale Elemente den Imaginalscheiben der Extremitäten anlagern, Zellen, die sich durch nichts von den mesenchymalen Wanderzellen unterscheiden, und zu ihnen alle Übergänge zeigen, von den Ektodermzellen aber durch Ge-



Textfig. 3. Idealer Frontalschnitt durch ein nur wenig älteres Tier als das in Textfig. 1. *ag* Hypodermale Anlage des Komplexauges; *atg* Antennenanlage; *ch* Chitincuticula; *flg* Flügelanlage; *os* Oberschlundganglion; *lopt* Lobus opticus; *pm* Peripodalmembran; *srg* Schwingeranlage; *hyp* Hypodermis.

stalt und Färbung sich deutlich abheben. Indem nun diese sich vermehren und differenzieren, bilden sie eben jene Gewebe, die wir später in den Anlagen antreffen.

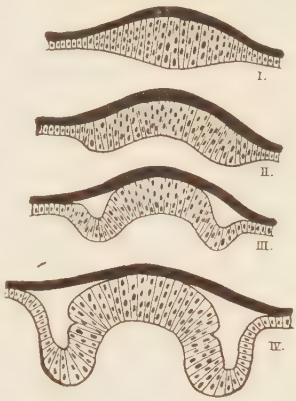
Fettzellen, Körnchenkugeln oder die sog. SEMPERschen Bildungszellen, die bei anderen Insekten als Stoffträger fungieren und später wieder zu Blutzellen umgewandelt werden sollen, konnten nicht beobachtet werden. Es hängt das vielleicht damit zusammen, daß die Oberfläche der parasitären Larve von der nahrhaften Leibesflüssigkeit der Wespe umspült wird, und daß die hypodermalen Zellen der Larve die Befähigung haben, sich diese auf diosmotischem Wege nutzbar zu machen.

Auf einen Punkt möchte ich noch eingehen, der zu falschen Vorstellungen Anlaß geben kann. Bei der Betrachtung von Taf. I, Fig. 1 könnte man vielleicht glauben, das Mesoderm sei der Anlaß zu der Ausstülpung der Extremität, indem der Mesodermpfropf die ganze Anlage vor sich her schiebt. Dem widersprechen indes die Taf. I, Fig. 2 und 3, die Bilder von Schwinger- und Flügelanlagen. Denn hier sind mesodermale Elemente auf jungen Stadien nur sehr wenig beteiligt. Sie treten erst später auf, nachdem der Ausstülpungsprozeß bereits im Gang ist. Ich bin vielmehr der Ansicht, daß die Vorwölbung in den Zellen selbst ihre Ursache hat, und daß sie wahrscheinlich so zustande kommt, wie das S. JUSBASCHJANZ für die Stratiomyden beschrieben hat. Hier sollen nämlich die basalgehäuften Kerne und die dort zusammengedrängten Zellen durch starke Vermehrung die Hervorwölbung der Extremitätenanlagen, ihr Lumen, zustande bringen.

Endlich möchte ich die mit der Entstehung der Extremität in engem Zusammenhang stehende Peripodalraumbildung von einem etwas allgemeineren Gesichtspunkt aus betrachten, da sie bei unserem Objekt sehr eigenartig verläuft. Zunächst fällt auf, daß die Anfänge der Peripodalraumbildung relativ spät einsetzen. Denn bei vielen von anderen Insekten beschriebenen Anlagen entsteht zuerst der Peripodalraum, der eine tiefe Einstülpung erfährt, auf deren Grund sich dann erst die eigentliche Imaginalscheibe erhebt (z. B. Eristalis tenax). Einen anderen Typus finden wir bei der Imaginalscheibe von Stratiomys (JUSBASCHJANZ [1910], p. 690 ff.). Hier sehen wir die imaginale Zellmasse sich eine Zeit lang längs der Basalmembran ausbreiten. Sie ist zunächst vollständig eben ausgespannt. Dann aber biegt der Rand der imaginalen Zellmasse nach außen um, wuchert nach oben, und bildet auf diese Weise einen Umschlagsrand über die

Scheibe, die erst jetzt das Extremitätenlumen zu bilden beginnt. Infolgedessen ist die Anlage bei den Stratiomyden alsbald unter die Hypodermis versenkt, während bei Xenos Rossii dieser Prozeß erst spät einsetzt. Der Peripodalraum ist also auch keine primäre Einstülpung, in der nachträglich die Extremitätenanlage entsteht, wie Nassonov glaubt, sondern eine sekundäre ringförmige Einsenkung um die schon vorhandene Imaginalscheibe (Textfig. 4). Es gehört demnach die Peripodalraumbildung der Imaginalscheiben von Xenos Rossii dem „sekundären Typus" an nach der von S. Jusbaschjanz gewählten Bezeichnung.

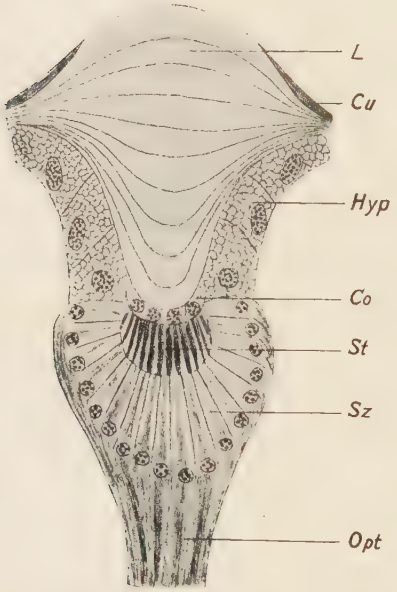
Auf Grund der Imaginalscheibenbildung einer Insektengruppe können bekanntlich keine Schlüsse gezogen werden auf deren phylogenetische Stellung. Denn sowohl das zeitliche Auftreten wie die Morphologie der Imaginalscheiben, insbesondere der Flügel, zeigen ein inkonstantes Verhalten innerhalb der einzelnen Insektenordnungen, während andererseits ihre Entwicklung bei verschiedenen Insektenordnungen ähnlich verläuft. Nur so viel kann gesagt werden, daß der bei den Strepsipteren sich vorfindende Typus der Imaginalscheibenbildung als ein ursprünglicher aufgefaßt werden kann, insofern, als die Bildung des Peripodalraumes relativ spät einsetzt und nur geringen Umfang erreicht. Denn es legt sich hier zunächst das Extremitätenlumen an, während sich der Peripodalraum erst im Anschluß hieran entwickelt und nur so weit, daß die Extremität gerade unter die Körperoberfläche versenkt wird. Bei den meisten anderen holometabolen Insekten entsteht zuerst die Peripodalmembran, und erst sekundär, oft tief unter die Körperoberfläche versenkt, die Imaginalscheibe. Indes ist es, aus den oben angeführten Gründen, nicht gestattet, hieraus allein den Schluß zu ziehen, daß die Strepsipteren eine alte Insektengruppe darstellen, die z. T. ursprüngliche Merkmale bewahrt hat.



Textfig. 4. Entwicklungsschema einer Extremitäten-(Bein-)Anlage. *I.* Hypodermisverdickung, entspricht etwa Fig. 1; *II.* Bildung des Extremitätenlumens, entspricht etwa Fig. 2; *III.* Bildung des Peripodalraums, entspricht etwa Fig. 4; *IV.* Bildung der Beinabschnitte, entspricht etwa Fig. 5.

II. Die Entwicklung der ozellären Komplexaugen.

Die ozellären Komplexaugen, die zum ersten Male von K. Strohm (1910) genauer beschrieben und von ihm auch richtig gedeutet und benannt wurden, sitzen auf beiden Seiten des Kopfes der männlichen Imago. Sie bestehen aus etwa 50 Einzelaugen, die, nach der Nomenklatur Hesses, dem Typus der anaxonischen Augen ohne Inversion der Retina und ohne Kristallkegel zuzuzählen sind (Textfig. 5). K. Strohm beschreibt sie folgendermaßen: „Diese Einzelelemente stehen ziemlich dicht gedrängt, und in den sie trennenden Zwischenräumen sind gröbere Haare bemerkbar. Die einzelnen Linsen sind ungewöhnlich groß, sehr deutlich geschichtet und von charakteristischer Zapfenform. An jeden dioptrischen Apparat schließt sich seitlich die dichtpigmentierte, aus großen Zellen sich zusammensetzende Hypodermis an, indem sie die Linse in einen augenscheinlich gut isolierenden Pigmentmantel einhüllt (Textfig. 5). Die korneagene Schicht stellt eine nur niedere Zellage dar. Sie stülpt sich über das proximale Ende der Linse in Form einer kleinen Kappe . . . Die Retina jedes Einzelauges setzt sich aus etwa 50—55 schlanken Zellen zusammen, die in ihrem basalen Ende große, ovale Kerne enthalten und nach vorn in die Stäbchen übergehen. Letztere sind röhrenförmige Gebilde von polygonalem, meist sechseckigem Querschnitt . . . Jede Zelle gibt hinten einen Nervenfortsatz ab.“



Textfig. 5. Medianschnitt durch ein Einzelauge von Xenos Rossii. *L* Linse; *Cu* Cuticula; *Hyp* Hypodermis; *Co* korneagene Schicht; *St* „Stäbchen“; *Sz* Sehzellen; *Opt* Opticus. (Strohm 1910.)

Die Bildung dieser imaginalen Augen setzt etwas später ein als die der thorakalen Imaginalscheiben. Dieses Verhalten steht mit der früher erwähnten Beobachtung in Einklang, wonach all-

gemein die Imaginalscheiben des Kopfes erst einige Zeit nach jenen des Thorax sich anzulegen beginnen.

Der Entstehung der Komplexaugen geht die Loslösung des Larvenauges aus der Hypodermis voran. Leider war es mir mangels an springenden Larven nicht möglich, dieses Sinnesorgan in jenem Zeitpunkt zu untersuchen, wo es noch als lichtrezipierender Apparat funktioniert. Denn die jungen parasitären Larven, und an diesen begann ich erst meine Untersuchungen, zeigen bereits den typischen Auswanderungsprozeß des larvalen Auges, wie er auch von H. Johansen (1893) für Vanessa urticae beschrieben worden ist. Taf. II, Fig. 9 veranschaulicht diesen Loslösungsprozeß des Larvenauges aus der Hypodermis. In ihr entsteht dadurch keine Lücke, sondern ihre Zellen schließen sich dicht über dem auswandernden Auge zusammen. Dieses ist von einem etwa eiförmigen Zellhaufen gebildet, dessen Spitze distalwärts gekehrt ist. Der nervöse proximale Fortsatz ist auf Taf. II, Fig. 9 nicht zu sehen, da das Auge tangential angeschnitten ist. Ebenso ist von dem schwarzen grobkörnigen Pigment, das die einzelnen Zellen des Auges enthalten, nichts eingezeichnet; denn die Abbildung wurde nach einem entpigmentierten Präparat verfertigt.

Beides, Sehnerv und Pigment, ist dagegen gut zu erkennen auf Taf. III, Fig. 21*a*, 22, 23. Diese Bilder zeigen ferner, wie das Larvenauge immer mehr in die Tiefe sinkt, und schließlich kaudalwärts von den Subretinalfasern des Lobus opticus zu liegen kommt. Der Larvenozellus stellt auf diesen späten Stadien einen von einer bindegewebigen Hülle umschlossenen, oblongen Körper dar mit einer nach dem Körperinnern ausgezogenen Spitze, seiner nervösen Verbindung mit dem Oberschlundganglion.

Wenn dieses Stadium noch zur morphologischen Beurteilung des larvalen Auges herangezogen werden darf, dann stellt es eines jener primitivsten Sehorgane dar, wie sie in ähnlich einfacher Ausgestaltung von Hesse (1901) für Dipteren (Xironomus, Ceratopogon) beschrieben worden sind.

Etwas dorsal und oral von der Loslösungsstelle des larvalen Auges beginnen sich die imaginalen Augen zu bilden. Da sie somit schon an jener Stelle des Kopfes angelegt werden, wo sie bei der Imago anzutreffen sind, nämlich auf den Seiten des Kopfes, konnte die ganze Entwicklung auf Querschnitten verfolgt werden. In den älteren Stadien, wo eine Orientierung der Ob-

jekte beim Schneiden leichter möglich ist, wurden auch Frontalschnitte herangezogen.

Zunächst soll nur auf den epithelialen Anteil der Augenanlage eingegangen werden.

Die Zellelemente der Hypodermis sind auch im Kopf dicht gedrängt (Taf. III, Fig. 21a). Die prismatischen Zellen sind einschichtig, ihre Kerne aber mehrzeilig angeordnet, so daß die Hypodermis mehrschichtig erscheint (Taf. II, Fig. 9, 10, Taf. III, Fig. 21). Nur recht dünne Schnitte (5 μ) geben hierüber sicheren Aufschluß.

An jener Stelle, an der später die Augenanlage sichtbar wird, bemerkt man in der Hypodermis Kernteilungen (Taf. III, Fig. 21a, *ktl*). Die Kernspindeln stehen allerdings nicht parallel zur Körperoberfläche, sondern senkrecht oder schräg dazu. Das widerspricht indes der Annahme einer Einschichtigkeit der Hypodermis nicht. Denn die neuen Zellen zwängen sich zwischen die alten ein, und suchen sich ihnen parallel zu stellen. Zellgrenzen sind nur schwach angedeutet. Doch scheint auch die Färbung nicht besonders geeignet zu sein, diese sichtbar zu machen.

Auf dem Stadium von Taf. III, Fig. 21 und 21a bemerkt man auch das aus den Hemisphären hervorwachsende Ganglion opticum, dessen keulenförmig verdicktes Ende an die Hypodermis stößt.

Ob dadurch auf die betreffenden Hypodermispartien etwa ein Berührungsreiz ausgeübt wird, welcher die dort stattfindenden Zellteilungen als Reaktion hervorruft, oder ob beide Vorgänge unabhängig voneinander verlaufen, kann ich nicht entscheiden.

Nach der Vermehrung macht sich allmählich eine Umgestaltung der Zellelemente der Hypodermis geltend, die zunächst zu einer deutlichen einschichtigen Anordnung führt. So sieht man auf Taf. II, Fig. 10 die Zellen parallel zueinander und senkrecht zur Körperoberfläche orientiert. Sie sind langgestreckt, ähnlich den Imaginalscheibenzellen der Extremitäten.

Mit dieser Ordnung in einschichtiger Lage geht Hand in Hand die Differenzierung, die gleichfalls in Taf. II, Fig. 10 ihre ersten Anfänge zeigt. Es lassen sich nämlich einzelne Gruppen von Hypodermiszellen erkennen, die sich von den übrigen durch geringere Färbbarkeit und eigenartige Form unterscheiden. In Taf. II, Fig. 10 ist eine Gruppe solcher Zellen abgebildet (*oclg*). Ihr Körper erreicht ungefähr im ersten Drittel seiner Höhe, wo auch jeweils der Kern liegt, die größte Breite, und verjüngt sich

von hier aus nach beiden Enden, besonders stark in proximaler Richtung. Gleichzeitig beginnen sich die Spitzen der peripheren Zellen nach jenen der zentralen Zellen zu neigen. Proximalwärts werden die Zellen von der Basalmembran begrenzt, die indes, wie schon erwähnt, sehr schwach zu erkennen ist. Von Pigment ist auf diesem Stadium in der Hypodermis noch keine Spur zu sehen. Dies tritt erst später auf.

Die beschriebenen Zellgruppen verändern sich nun rasch soweit, daß man in ihnen die Retinaschicht des späteren Einzelauges zu erkennen imstande ist (Taf. II, Fig. 11 *sz*). Die einzelnen Zellen jener Zellhaufen nehmen nämlich an Länge zu, und ihre Kerne ordnen sich auf einer Kugelfläche an. Diese eigentümliche Gruppierung rührt daher, daß die peripheren Zellen sich nach den zentralen hin zu krümmen fortfahren, und daß die mittleren Zellen etwas in die Tiefe sinken. Dadurch nähert sich die ganze Zellgruppe der Kugelgestalt. Die proximalen Enden der Retinazellen wachsen in einen Nervenfortsatz aus, der durch die Basalmembran sich fortsetzend in die subretinale Nervenbündelschicht des Lobus opticus hineinzieht. Am distalen Ende ist das Protoplasma vakuolär geworden: es scheinen hier Ausscheidungen stattzufinden, Umwandlungen chemischer Natur, was aus der gegen früher verschiedenen, nämlich geringeren Färbbarkeit geschlossen werden kann. Die distalen Vakuolen fließen alsdann zu einer großen zusammen (Taf. II, Fig. 12 *vk*). Da gleichzeitig die Sehzellen gegen das distale Ende immer heller und heller werden, so gehen sie zunächst allmählich in die erwähnte vakuolige Partie über. Erst mit der Zeit gewinnt der distale helle Raum schärfere Begrenzung (Taf. II, Fig. 13). An seinem proximalen Rande erkennt man um jene Zeit sich mit Eisenhämatoxylin dunkel färbende Körnchen, die auf seiner konkaven Innenfläche angeordnet sind (Taf. II, Fig. 13 *st*). Man hat darin zweifellos den Beginn der Stiftchensaumbildung zu erkennen. Denn man bemerkt in den folgenden Stadien, wie von ihnen ausgehend sich die Stäbchen in dem hellen Feld zu differenzieren beginnen. Schließlich zeigt sich das ganze helle Feld, dessen Inhalt vorher homogen erschien, von parallelen Streifen durchsetzt, die von den distalen Zellenden nach außen ziehen und den Stiftchen des fertigen Auges vollständig entsprechen (Taf. II, Fig. 17, 18 *st*). Während der Ausbildung selbst (Taf. II, Fig. 14, 15, 16) sind die Stiftchen so undeutlich, daß sie oft, sogar bei stärksten Vergrößerungen schwer oder gar nicht erkannt werden können. Es scheint, daß sie in

dieser Zeit keine große Affinität zu den angewandten Farbstoffen besitzen. Mittlerweile haben die Retinazellen sich auch von den sie umgebenden undifferenzierten Hypodermiszellen, den späteren Stützzellen, abgehoben (Taf. II, Fig. 12 ff.). Ein heller, strukturloser Hof bildet die Grenze (Taf. II, Fig. 12 ff. *hh*). Die zentralen Sehzellen nehmen während der letzten Entwicklungsstadien (etwa von Taf. II, Fig. 15 ab) nur noch an Größe zu, ohne dadurch ihre Form wesentlich zu verändern. Die Retina wird infolgedessen in ihrer Längsachse noch etwas vergrößert, und der ganze Ozellus geht von einer kugeligen in eine mehr ellipsoide Gestalt über. Die peripheren Sehzellen dagegen fahren in ihrer früher erwähnten Krümmung gegen die Augenachse fort, so daß die distalen Sehzellen in ihrem distalen Abschnitt schließlich eine zur Augenachse senkrechte Lage einnehmen (Taf. II, Fig. 17, 18). Zu einem in der Mitte des hellen Feldes des Stiftchensaumes gelegenen Punkt nehmen somit die Retinazellen auf diesen letzten Stadien eine radiäre Anordnung an und sie unterscheiden sich nunmehr in Form und Anordnung durch nichts mehr von jenen der Imago. Die Stiftchen stehen alle parellel, biegen also von den peripheren Zellen fast rechtwinklig ab.

Es bleibt nur noch übrig, auf eine wichtige Inhaltsbereicherung der Retinazellen zurückzukommen, nämlich auf die Einlagerung von Pigment, die in jenem Entwicklungszustand einsetzt, wo die Retina ihre definitive Form fast erreicht hat Die Entstehung des Pigments veranschaulichen Taf. II, Fig. 14, 15. Beide Bilder sind demselben Augenschnitt und derselben Kopfseite entnommen. In den Retinazellen von Taf. II, Fig. 14 ist von einer Farbstoffeinlagerung noch nichts zu erkennen, während man in Taf. II, Fig. 15 eine feine, hellbraune Granulation um die Kerne der Sehzellen herumgelagert findet, und zwar hauptsächlich distalwärts von ihnen. Diese Beobachtung stimmt weitgehend überein mit derjenigen, die Zavřel (1902) am Vespenstemma gemacht hat. Auf Grund dieser Bilder kommt man notwendig zu der alten Ansicht, die Grenacher, Claus, Patten u. a. vertreten haben. Diese Autoren verlegen den Entstehungsort des imaginalen Pigments in die Sehzellen selbst. Der Befund bei Xennos Rossii widerspricht vor allem der von Kirchhoffer (1910) geäußerten Meinung, daß das Pigment eine freie Wanderung unternimmt von dem in die Tiefe gesunkenen Larvenauge aus, daß also das Pigment des Larvenauges und das des Imagoauges identisch ist. Dem widerspricht aber nicht nur der

Ort der Entstehung, sondern auch die Größenordnung und Farbe der Pigmentkörner bei ihrem ersten Auftreten. Denn während das Pigment des larvalen Auges schwarz und grobkörnig ist, ist es im Komplexauge zunächst feinkörnig und hellbraun.

Wenn man aber annimmt, daß die Farbenverschiedenheit von der Größenverschiedenheit der Körner herrührt und diese wieder dadurch erklärt wird, daß das einzelne Pigmentkorn des Larvenauges in viele kleine Pigmentkörner aufgespalten wird, die hierdurch naturgemäß eine hellere Farbe bekommen, dann muß ein kontinuierlicher Pigmentstrom, der sich vom Larvenauge aus über das ganze Komplexauge ergießt, sichtbar sein. Es müßte das Pigment zuerst proximal in den Sehzellen auftreten. Tatsächlich wird es aber in den distalen Partien, und zwar um den Kern herum, zuerst sichtbar und in den verschiedenen Einzelaugen zu verschiedener Zeit. Eine derartige freie Wanderung der Pigmentkörner kann aber auch mechanisch kaum erklärt werden. Sollen die Pigmentkörner etwa autonome Bewegungen ausführen, oder vom Blutstrom transportiert werden, und warum in diesem Falle dann ausschließlich in die Augenanlagen hinein? Es ist das ein Umstand, der KIRCHHOFFER selbst unerklärlich ist. Dann ist aber auch eine andere Möglichkeit denkbar: eine Wanderung von Zelle zu Zelle. Wie kommen aber die Körner aus den Zellen heraus, wie nehmen die benachbarten Zellen sie auf? Auch könnte daran gedacht werden, daß das Melanin der Pigmentkörner gelöst wird, in gelöstem Zustand durch die Zellen hindurchdiffundiert, und schließlich in den Seh-(oder Pigment) zellen wieder als festes Pigment niedergeschlagen wird. Aber auch diese Annahme ist unwahrscheinlich. Der Pigmentvorrat des kleinen Larvenauges würde für die ca. 50 großen Augen gar nicht ausreichen. Es müßte denn das Larvenauge als Pigmentdrüse angesehen werden, was nach den obigen Ausführungen auf mancherlei Schwierigkeiten stößt, ganz abgesehen davon, daß das Pigment des Larvenauges gar nicht verschwindet, sondern in den ältesten Stadien noch deutlich sichtbar bleibt.

Erklärlicher schiene noch jener Vorgang, den JOHANSEN für das Facettenauge von Vanessa urticae L. beschreibt. Hier wird, nach dessen Angaben, das Pigment in den Zellen von Phagozyten, von denen es aufgefressen wird, aus dem larvalen in das imaginale Auge transportiert. Für Xenos Rossii kommt diese Möglichkeit indes auch nicht in Betracht, da hier phago-

zytäre Prozesse irgendwelcher Art überhaupt nicht zu beobachten sind.

Es bleibt also in diesem Falle nur die eingangs erwähnte und durch Beobachtungen gestützte Annahme übrig, daß das Augenpigment der Imago in der betreffenden Zelle selbst gebildet wird. Diese Möglichkeit hat außerdem gar nichts Befremdendes an sich, da in neuerer Zeit nachgewiesen wurde, daß die verschiedensten Zellen befähigt sind, Pigment zu bilden, z. B. Hautzellen, Muskelzellen, auch die des Herzens, Nervenzellen usw. So ist in weitgehender Übereinstimmung mit den hier angeführten Verhältnissen z. B. auch für Tritoneier beschrieben worden, daß sich das Pigment in der Umgebung des Kerns zuerst bildet in heller, feinkörniger Modifikation und erst allmählich in dunklere, derbere Körner übergeht (Wagner, 1910).

Des weiteren nehmen die Pigmentkörner an Menge wie an Masse zu, und zwar hauptsächlich distalwärts von den Kernen (Taf. II, Fig. 16 ff.). Die Zellen sind schließlich mit Pigment so dicht angefüllt, daß Kerne und Zellgrenzen dadurch häufig verdeckt werden. Besonders kräftige Pigmentkörner umlagern die distalen Enden der Retinazellen, die Basis der Stiftchen. Diese großen Körner sind natürlich auch von dunklerer Farbe (Taf. II, Fig. 18).

Während bisher ausschließlich die Entwicklung des eingentlich lichtperzipierenden Apparates, der Retina, dargestellt wurde, wende ich mich jetzt der Beschreibung der übrigen Teile des Einzelauges zu.

Bis auf das Stadium von Taf. II, Fig. 11, auf dem die Retina bereits ihre spätere Beschaffenheit erkennen läßt, ist die Augenanlage typisch einschichtig. Erst auf der Entwicklungsstufe von Taf. II, Fig. 12 beginnt sich eine zweite Zellage vor der Retinaschicht zu bilden (Taf. II, Fig. 12 *cz*). Diese stammt nicht von den schon differenzierten Retinaelementen ab, sondern von den jene umgebenden, undifferenzierten Hypodermiszellen. Sie scheinen von unten her darüber geschoben zu werden, indem ein schräg nach oben gerichteter Druck die zugespitzten Zellen distalwärts treibt, wo sie gegen den vakuolären, unter geringerem Druck stehenden Raum (Taf. II, Fig. 12 *vk*) ausweichen. Auf Taf. II, Fig. 13 sieht man diesen Prozeß weiter fortgeschritten. Die distalen Zellen haben sich gegenüber Taf. II, Fig. 12 stark vermehrt, und zu einer geschlossenen Decke über der Retina zusammengefügt. Diese distale, neu auftretende Zellage ist nichts

anderes als die spätere korneagene oder lentigene Schicht (vgl. Textfig. 5).

Auf den folgenden Stadien (Taf. II, Fig. 14 ff.) bemerkt man, daß die Corneagenzellen sich parallel zueinander anordnen. Sie sind länglich prismatisch und zeigen sich homogen, ihre Zellkerne liegen in den proximalen Partien der Zelle. Auf diesem Zustand verharren nun die korneagenen Zellen ziemlich lang (Taf. II, Fig. 13—15), bis etwa zu jenem Zeitpunkt, wo die Larve sich zur Verpuppung anschickt. Dann erst nehmen die Zellen jene Tätigkeit auf, die ihnen den Namen verschafft hat. Die distalen Zellgrenzen verwischen sich allmählich, die peripheren Abschnitte der Zellen werden durchsichtig, schwächer färbbar und beginnen sich über die Körperoberfläche vorzuwölben (Taf. II, Fig. 16 s). Gleichzeitig rücken die Kerne nach der Basis. Daß man in diesen Vorgängen tatsächlich die ersten Anfänge der Linsenbildung zu sehen hat, zeigt die Betrachtung des folgenden Stadiums (Taf. II, Fig. 17). Man sieht hier schon eine deutliche Linse mit ihrer typischen Schichtung: einzelne, übereinander gelagerte Lamellen, die außen konvex sind, nach innen zu immer flacher werden und schließlich über eine ebene Schicht in eine konkave Fläche übergehen.

Nach Redikorzew (1900) u. a. sind bei den Ozellen neben den Corneagenzellen auch die Pigmentzellen an der Linsenbildung beteiligt. Dieses Verhalten trifft auch für Xenos Rossii zu. Die Pigmentzellen differenzieren sich von den Hypodermiszellen erst spät, nämlich im Puppenstadium. Auf Taf. II, Fig. 16 sind sie als solche zum ersten Male sicher zu erkennen (*pz*). Man sieht sie hier sich an die Corneagenzellen anlagern. Sie haben eine längliche Form, und ihre proximalen Enden sind mehr oder weniger in eine Spitze ausgezogen. Auf den folgenden Stadien (Taf. II, Fig. 17 und 18) bemerkt man bereits, wie die Pigmentzellen, die vorerst noch in einer Ebene mit den Corneagenzellen liegen, nach außen Linsensubstanz geliefert haben. Taf. II, Fig. 18 ist einerPuppe entnommen, die nicht mehr weit vom Ausschlüpfen entfernt war. Ein Vergleich dieser Abbildung mit jener des ausgebildeten Ozellus (Textfig. 5, p. 14) lehrt, daß die Pigmentzellen in dem kurzen noch verbleibenden Zeitabschnitt recht beträchtliche Veränderungen durchzumachen haben. Sie müssen infolgedessen sehr rasch erfolgen, und es ist aus diesem Grunde nicht verwunderlich, daß es mir nicht gelang, ein zwischenliegendes Stadium aufzufinden. Die Veränderungen gehen wahr-

scheinlich in der Art vor sich, daß die Pigmentzellen in die Breite wachsen auf Kosten ihrer Länge, aus der Ebene der Corneagenzellen herausrücken und distalwärts von ihnen sich anordnen. Da sich außerdem die Corneagenzellen stetig verkürzen, wie früher schon erwähnt wurde, wird jener trichterförmige Raum erzeugt, der von Linsensubstanz eingenommen wird. Die Corneagenzellen nehmen nur das äußere basale Ende des Zapfens der Linse oder des „Processus corneae" ein, während er seitlich von den Pigmentzellen begrenzt wird.

Der nach unten sich trichterförmig zuspitzende Mantel von Pigmentzellen stellt eine ausgezeichnete optische Isolierung der einzelnen Ozellen her. Schon auf jenem Stadium, wo die Pigmentzellen neben den Corneagenzellen angeordnet sind (Taf. II, Fig. 18), beginnen sie mit der Bildung des Pigments, das auch wieder in der Umgebung der Kerne und hauptsächlich distal von ihnen auftritt und von derselben Größenordnung und derselben Farbe ist, wie jenes in den Retinazellen. Auch hier ist keine Beziehung zwischen dem neu auftretenden Pigment und demjenigen des Larvenauges zu finden. Die Pigmentzellen besitzen demnach neben derjenigen der Linsenbildung die Funktion einer Iris, eine Bezeichnung, die für derartige Pigmentisolationen zuerst Redikorzew (1900) eingeführt hat.

In den Stützzellen ist auf keinem Entwicklungsstadium Pigment zu erkennen. Die ganze Veränderung bei ihnen während der Entwicklung beschränkt sich auf ein Längerwerden, im gleichen Schritt mit der Ozellusanlage. Die Kerne gehen dabei ebenfalls von einer kugeligen in eine längliche, spindelförmige Gestalt über (vgl. Taf. II, Fig. 12 bis 18). Zwischen je drei Ozellen stehen Haare, die von Zellen ausgeschieden werden, welche unpigmentiert zwischen die pigmentführenden Elemente eingebettet sind. Diese Haare werden von besonders differenzierten Stützzellen, den Haarzellen (Taf. II, Fig. 18 *hz*), ausgeschieden, welche die Pigmentzellen überragen. Eine junge Haarzelle ist zuerst gleichmäßig von Protoplasma erfüllt (Taf. II, Fig. 19 *hz*). Später verstärkt sie ihre Cuticula, die am distalen Ende pinselförmig ausgefranst ist; und man kann dann deutlich einen inneren, protoplasmatischen, kernführenden Teil, und einen äußeren, hyalinen Chitinmantel darum erkennen (Taf. II, Fig. 18 *hz*). Man sieht auf dieser Abbildung auch, wie die Chitincuticula von den Haaren in die Höhe geschoben wird. Diese Haare spielen deshalb sicher, wie auch für andere Tiere, z. B. Lepidopteren, vermutet wurde, eine

Rolle bei der Häutung. Ob das aber die einzige Funktion ist, die ihnen zu erfüllen obliegt, möchte ich bezweifeln, da hierzu die große Anzahl und der pinselförmige Bau nicht notwendig wäre.

Wenn man sich in Taf. II, Fig. 18 die oben geschilderten Veränderungen, die noch an den Pigmentzellen und der Linse vor sich gehen, eingezeichnet denkt, dann hat man Taf. II, Fig. 18 in jene von K. Strohm gegebene Abbildung des fertigen Ozellus (Textfig. 5) übergeführt, und damit die ganze Entwicklung der Augen vollendet.

Hier möchte ich einen kurzen Vergleich der Entwicklungsgeschichte dieser ozellären Komplexaugen mit derjenigen anderer Augentypen anschließen. Es drängt sich nämlich die Frage auf, ob die Entstehung des Einzelauges von Xenos Rossii mit der Bildung des Ommatidiums der Facettenaugen oder mit derjenigen der Ozellen in Beziehung gesetzt werden kann, ob man also das „ozelläre Komplexauge" als aberrante Form den Insektenfacettenaugen homolog setzen oder durch Summierung von Einzelozellen als konvergente Bildung zu den Facettenaugen entstanden denken darf. Im ersteren Falle würde ein Vergleich mit der Entstehung primitiver Typen von Facettenaugen (Machilis, Lepisma) nahe liegen. Mit diesen ursprünglichen Formen hat der fertige Bau unseres Komplexauges aber so wenig Ähnlichkeit, daß man nicht hoffen kann, daß die Entwicklungsgeschichte jener Augen einen Anschluß an sie ermöglicht. Andere Insektenformen mit „ozellären Komplexaugen" sind uns nicht bekannt. Einen Vergleich der Entwicklungsgeschichte unserer Augenform mit derjenigen wirklicher, einzelstehender Ozellen (Scheitelaugen) der heutigen Insektengruppen kann man nur dem analogen Bautypus nach anstellen, ohne aber an eine wirkliche phylogenetische Beziehung zwischen diesen und jenen zu denken. Wenn wir nun hypotetisch das Auge von Xenos Rossii durch eine Summation von Einzelozellen entstanden denken, so können wir uns diese von verschiedenen Typen solcher Einzelaugen ausgehend denken. Es fragt sich also, ob die Entwicklung des Einzelauges von Xenos Rossii auf einen dieser Typen direkt bezogen werden kann. Zwei Extreme in dieser Hinsicht stellen z. B. Vespa (J. Zavřel 1902) auf der einen, Acilius (W. Patten 1888) auf der anderen Seite dar. Im ersteren Fall hat man es mit einer intraepithelialen Differenzierung zu tun: Aus einem mehrschichtigen Epithel differenzieren sich die beiden Schichten: Corneagenschicht und Retina.

Bei Acilius dagegen findet eine Einstülpung der ganzen Epithelfläche statt. Die Seitenpartien der so entstehenden Augengrube stoßen schließlich mit ihren Rändern in der Mitte zusammen. Die äußere Zellage des auf diese Weise zweischichtig gewordenen Auges wird in ihren zentralen Teilen zur Corneagenschicht, zur Iris in den peripher gelegenen, während die in die Tiefe verlagerten Zellen sich zur Retina umdifferenzieren. Unser Objekt scheint weder dem einen noch dem andern Typus so nahe zu stehen, daß es notwendig auf einen bezogen werden müßte. Es steht in gewissem Sinne zwischen beiden. Auf der einen Seite vollzieht sich die ganze Differenzierung innerhalb des Epithels und erinnert darin an Vespa. Auf der anderen Seite schieben sich Epithelzellen, die späteren Corneagenzellen, über den gekrümmten nach unten gesenkten Zellen der Retina zusammen, ähnlich den lentigenen Zellen von Acilius. Ein Einstülpungsprozeß, der vorübergehend zu einer ausgeprägten Augengrubenbildung führt, fehlt jedoch bei Xenos vollständig. Ob nun der eine oder der andere Bildungsmodus der primäre und für unseren Augentypus der Ausgangspunkt gewesen ist, läßt sich nicht entscheiden.

III. Die Entwicklung des Oberschlundganglions.

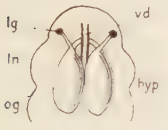
Für die Beurteilung der Frage, welcher Augenkategorie die ozellären Komplexaugen beizuzählen sind, muß natürlich auch die Art ihrer Innervierung in Betracht gezogen werden. Da diese aber derjenigen des Facettenauges vollständig homolog ist, wie in einer anderen Arbeit aus dem hiesigen zoologischen Institut dargetan wird, so fragt es sich, ob auch die Entwicklung des Oberschlundganglions in beiden Fällen übereinstimmt, oder ob man es hier mit Konvergenzerscheinungen zu tun hat.

Es wurde deshalb die postembryonale Entwicklung des Nervensystems insoweit untersucht, als es in Beziehung zur Augenentwicklung steht. Ich habe mich infolgedessen auf das Oberschlundganglion beschränkt und davon wieder besondere Aufmerksamkeit den Veränderungen im Lobus opticus geschenkt.

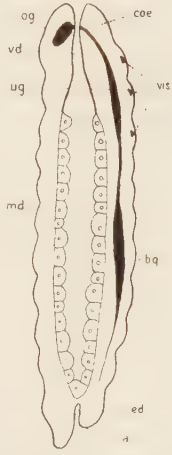
Die ganze Entwicklung wurde ausschließlich auf Querschnitten verfolgt, die deshalb am erfolgreichsten schienen, weil die Orientierung in der Frontalebene bei jungen Individuen wegen der zylindrischen Gestalt der Larven auf große Schwierigkeiten

stößt, so daß man hierbei einigermaßen dem Zufall anheim gegeben ist. Da mir außerdem die jüngsten Larven in nur sehr wenigen Exemplaren zur Verfügung standen, so schien es mir doppelt geboten, den sichersten Weg zu beschreiten, mich also auf Querschnitte zu beschränken.

Das jüngste Stadium, das ich auffand, ist einer fußlosen Larve entnommen, bald nach der Häutung ihrer freilebenden Form. Imaginalscheiben von Augen sind noch nicht sichtbar. Das Oberschlundganglion (Textfig. 6 *og*) besteht aus ellipsoiden Hälften, deren große Axen angenähert parallel zur Körperlängsaxe sind. Am Vorderende des Gehirns gehen nach unten die Konnektive zu dem großen Unterschlundganglion ab, das eine Verwachsung des eigentlichen Unterschlundganglions mit den thorakalen Ganglien darstellt (Textfig. 7 *ug*). Die Konnektive berühren den Vorderdarm nicht, sondern stehen von ihm ziemlich weit ab (Taf. III, Fig. 21 *coe*). Oberhalb und seitwärts von der Abzweigungsstelle der Konnektive treten, nach den Angaben Nassonovs, die Nerven in die Larvenozellen aus (Textfig. 6). Ich selbst habe diese Sehnerven nicht sehen können. Ich führe das darauf zurück, daß Nassonov hauptsächlich Totalpräparate studierte, während ich meine Beobachtungen an Querschnitten anstellte. Aus Textfig. 6 folgt nämlich, daß Querschnitte den Ozellarnerv nie median zu treffen vermögen. Man bekommt auf den einzelnen Querschnitten immer nur kurze Stücke dieses dünnen Nervs, die sich ohne Anwendung spezifischer Färbungen nicht leicht als solche erkennen lassen.



Textfig. 6. Längsschnitt durch Kopf und vorderen Teil des Thorax. (Schematisiert nach Nassonov.) *lg* Larvenozellus; *ln* Nerv des Larvenauges; *og* Oberschlundganglion; *vd* Vorderdarm; *hyp* Hypodermis.



Textfig. 7. Längsschnittsschema einer jungen parasitären Larve. (Nach Nassonov.) *a* After; *bg* Bauchganglion; *coe* Konnektiv des Oberschlundganglions mit dem Unterschlundganglion; *ed* Enddarm; *md* Mitteldarm; *og* Oberschlundganglion; *ug* Unterschlundganglion; *vd* Vorderdarm; *vis* ventrale Imaginalscheiben.

Das nächste Stadium (Taf. III, Fig. 20), ganz wenig älter als das erste, zeigt bereits den Anfang der Bildung des Lobus

opticus (lopt.). Die Hemisphären fangen an, sich in der Frontalebene auszudehnen. Anzeichen für das Wachstum in dieser Richtung sah man schon auf dem vorhergehenden Stadium. Es zeigten sich nämlich in den peripheren Teilen des Oberschlundganglions auf einem hier nicht wiedergegebenen Präparat Kernteilungsfiguren, die einzigen, die ich auf diesen frühen Stadien aufzufinden vermochte. Die Hervorwölbung der Ganglienzellen ist in ihrem Innern von Fasermasse erfüllt, die durch einen dünnen Strang mit der Markmasse der Hemisphären (*h*) in Verbindung steht. Äußerlich ist eine Einschnürung nicht sichtbar. Der Lobus opticus ist demnach an Masse viel geringer als das ursprüngliche Oberschlundganglion. Die histologische Struktur der Anlage des optischen Ganglions ist übereinstimmend mit derjenigen der Hemisphären und noch sehr einfach: Die Rindensubstanz besteht aus ungefähr kugeligen, sich dunkel färbenden Zellen. Die Kerne sind hell, ihr Chromatin ist in Schollen oder Körnern angeordnet, die sich vorzugsweise an die Peripherie des Kernes anlegen. Das ganze Oberschlundganglion ist von einer strukturlosen Membran umgeben, die ein Ausscheidungsprodukt der Ganglienzellen darstellt, ähnlich der Basalmembran der Hypodermis.

Obwohl ich nur einmal Zellteilungen beobachten konnte, geht der Hervorwachsungsprozeß des Lobus opticus doch sehr rasch vor sich. Denn das nächste abgebildete Stadium (Taf. III, Fig. 21 und 21 a), das an Alter das vorhergehende nur wenig übertrifft, zeigt bereits den Lobus opticus in Berührung mit der Hypodermis. Er ist nun von der Hemisphärenanlage deutlich durch eine Einschnürung abgesetzt, und man kann an ihm schon zwei Abschnitte unterscheiden: Zunächst fällt eine distale, keulenförmige Anschwellung auf (Taf. III, Fig. 21 und 21 a *kpt*), deren peripheres Ende sich der Hypodermis anschmiegt. Diese Verdickung entspricht der späteren „subretinalen Nervenbündelschicht“ (Jonescu 1909). An ihr läßt sich eine scharfe Trennung in Rinden- und Marksubstanz nicht erkennen; man beobachtet auch vereinzelte Kerne im Innern der Anschwellung.

Kaudalwärts von dieser Verdickung liegt das larvale Auge (*lg*, Taf. III, Fig. 21 und 21 a), das durch einen Nervenstrang mit dem Lobus opticus in Verbindung steht (Taf. III, Fig. 21, 22, 23; Taf. IV, Fig. 24). Der larvale Sehnerv (*ln*, Taf. III, Fig. 21) führt in den zweiten Abschnitt des optischen Ganglions (*pl*, Taf. III, Fig. 21 und 21 a). Dieser ist scharf gesondert in Mark- und

Rindensubstanz und stellt, wie wir bald sehen werden, jenes wichtige Stück vor, aus dem später die drei Kreuzungen und die drei Markmassen, die von den Opticusganglien der Facettenaugen bekannt sind, hervorgehen werden. Von einer Differenzierung in diese drei resp. sechs Abschnitte ist auf diesem Stadium noch nichts zu erkennen.

Die Fasermasse (*fm*, Taf. III, Fig. 21 und 21a) geht kontinuierlich und fast geradlinig von den Hemisphären (*h*) durch die eben besprochene proximale Anschwellung (*pl*, Taf. III, Fig. 21 und 21a) des Lobus opticus hindurch bis an die Hypodermis. Sie hat somit denselben Verlauf wie der Sehnerv des Larvenozellus. Ob nun der Lobus opticus in seinem Wachstum dem schon vorhandenen larvalen Sehnerv gefolgt ist, oder ob beide Nervenbahnen erst sekundär miteinander verschmolzen sind, kann ich nicht entscheiden, da mir, wie erwähnt, die Innervation des Larvenauges auf den frühesten Stadien nachzuweisen nicht gelang.

Auf diesem Stadium lagern sich auch zerstreute Bindegewebszellen, mesodermale Wanderzellen (*mz*, Taf. III, Fig. 21a) um das Oberschlundganglion herum, ohne indes sich schon zusammenzuschließen. Man hat hierin den Anfang der Neurilemmbildung zu sehen. Gleichzeitig treten auch Tracheenästchen an das Gehirn heran (*tr*, Taf. III, Fig. 21a), durchdringen es indes nicht, auch nie auf späteren Stadien, wie das für andere Insekten von Weismann (1864) und Johansen (1893) beschrieben worden ist. Die genaue Lagebeziehung der Tracheen zum Oberschlundganglion habe ich nicht verfolgt, da sie für die folgenden Betrachtungen unwesentlich ist. Diese erstrecken sich hauptsächlich auf die Veränderungen in der proximalen Anschwellung des Lobus opticus (*pl*, Taf. III, Fig. 21 und 21a). Denn die übrigen Teile des Oberschlundganglions verändern sich nicht mehr so durchgreifend. Ein besonders wichtiges Entwicklungsstadium hierfür zeigt uns Taf. III, Fig. 22. Die keulenförmige Endverdickung des Lobus opticus hat sich verbreitert, gleichsam aufgeteilt, und die Nervenfasern strahlen von ihrer Austrittsstelle aus der mittleren Anschwellung kegelförmig gegen die Hypodermis aus (*snbs*, Taf. III, Fig. 22). Wir erkennen in dieser Schicht jetzt schon deutlich die subretinale Nervenbündelschicht (*snbs*, Taf. III, Fig. 22). Durch Vergleich von Taf. III, Fig. 21 mit Fig. 22 ergibt sich, daß die subretinale Nervenbündelschicht nicht aus zwei primitiven Nervenbündeln, einem dorsalen und einem ventralen, hervorgeht, wie das bei Vanessa Jo nach Johansen der Fall

ist, sondern aus einem einzigen Nervenstrang (*kpt*, Taf. III, Fig. 21 und 21a), der die mittlere Anschwellung (*pl*, Taf. III, Fig. 21 und 21a) an ihrem distalen Ende durchbricht. Eine Zwischenschicht, aus freiem Fett und Körnchenkugeln bestehend, wie sie Weismann für Musca zwischen der subretinalen Nervenbündelschicht und der epithelialen Augenanlage beschreibt, ist hier nicht nachweisbar, sondern an jener Stelle findet bei Xenos Rossii die Durchdringung der nervösen Elemente des Lobus opticus und der aus den Sehzellen der Augen auswachsenden Postretinalfasern statt. Die Fasern der subretinalen Nervenbündelschicht vereinigen sich zu einem einzigen Nervenstrang, der zu den aus der früher beschriebenen proximalen Anschwellung hervorgegangenen Teilen des Lobus opticus führt. Dieser Nervenstrang durchbricht zunächst die „äußere Ganglienzellenschicht" (*ags*, Taf. III, Fig. 22) und setzt sich in die „äußere Fibrilärmasse" (*mme*, Taf. III, Fig. 22) fort, die man als solche ebenfalls bereits auf diesem Stadium zu erkennen imstande ist. Sie fängt auch schon an, sich in der Richtung senkrecht zur größten Ausdehnung des Oberschlundganglions einzustellen. Von ihr gelangt man über die innere Ganglienzellenschicht (*igs*, Taf. III, Fig. 22) nach der mittleren Fibrillärmasse (*mmm*). Diese hat sich nicht soweit differenziert wie die äußere Fibrillärmasse. Die Richtung ihres größten Durchmessers bildet mit der Sagittalebene einen Winkel von etwa 45°. Die innere Fibrillärmasse (*mmi*, Taf. III, Fig. 22) ist hier noch nicht abgesetzt gegen die Markmasse der ursprünglichen Hemisphären (Taf. III, Fig. 22). Sie geht in diese unmerklich über. Man bemerkt also, daß die Differenzierung von außen nach innen fortschreitet. Auf Taf. III, Fig. 22 ist ferner zu bemerken, daß sich das Neurilemma bereits gebildet hat (*nl*). Es stellt eine meist einschichtige mesodermale Zellage dar, die das ganze Oberschlundganglion überzieht, ohne ihm aber eng anzuliegen. Von ihm wird auch das larvale Auge überdeckt (*lg*), das seinerseits ebenfalls sich mit einer Bindegewebshülle umgeben hat. Man sieht es gegen die äußere Ganglienzellenschicht gerückt, gleich als ob es an seinem Nerv von der Hypodermis weggezogen würde. Es ist noch auf diesem Stadium innerviert, obwohl es schon längst funktionslos geworden ist.

Die nächste Figur (Taf. III, Fig. 23) zeigt ein Bindeglied in der Entwicklung, das zu dem fertig ausgebildeten Oberschlundganglion überleitet. In der Hypodermis sind die Einzelozellen (*oc*)

schon deutlich ausgeprägt. Die distalen hellen Stellen darin sind jene vakuolären Räume, die den Stiftchensaum aufzunehmen bestimmt sind. An die Hypodermis schließen die Postretinalfasern (*prfs*) an, auf die die subretinale Nervenbündelschicht (*snbs*) folgt, die sich gegen Taf. III, Fig. 22 noch weiter unter den epithelialen Anteil der Augenanlage ausgebreitet hat. Ihre Fasern durchsetzen nunmehr in zahlreichen Strängen die äußere Ganglienzellenschicht (*ags*). Die hierauf folgende äußere Fibrillärmasse (*mme*) hat sich jetzt vollständig in die Sagittalebene eingestellt. Sie hat die Gestalt einer konkav-konvexen Linse von sehr schwacher Krümmung, deren hohle Fläche nach innen gekehrt ist. Die Nervenfasern der äußeren Fibrillärmasse führen durch die äußere Kreuzung (*che*) in die mittlere Fibrillärmasse (*mmm*), die auch von der Form einer konkav-konvexen Linse ist und deren konkave Seite ebenfalls nach innen schaut. Sie besitzt gleichfalls ihre größte Ausdehnung in der Sagittalebene. Von der mittleren Fibrillärmasse gelangt man durch die mittlere Kreuzung (*chm*) in die innere Markmasse (*mmi*), die eine ellipsoide Gestalt zeigt. Die sich an die innere Markmasse anschließende innere Kreuzung (*chi*) ist, der zentripetalen Bildungsfolge entsprechend, auf diesem Stadium erst schwach zu sehen. Auf diesem Stadium war es mir auch zum ersten Male möglich, im Innern des Oberschlundganglions den Zentralkörper (*ck*) nachzuweisen, ungefähr in der Form, in der er auch bei der Imago sichtbar ist. Auf dem vorhergehenden Stadium sieht man an jener Stelle bloß einen hellen undeutlichen an den Rändern verschwommenen Fleck.

Auf die einzelnen Bildungsherde der Komplexaugenzentren, wie sie Bauer (1904) beschreibt, gehe ich hier nicht ein. Ich begnüge mich zu erwähnen, daß ich solche Bildungszentren gesehen habe an den Stellen, an denen sie nach Bauers Angaben zu erwarten waren.

Ebenso glaube ich, die einzelnen Gehirnteile histologisch nicht näher beschreiben zu müssen, da hierzu die Imago sich besser eignet, und auf diesem Stadium in einer anderen Arbeit aus dem hiesigen zoologischen Institut behandelt wird.

Die obigen Ausführungen zeigen, daß sich der Lobus opticus im Prinzip genau so entwickelt, wie derjenige, der das Zentrum für ein Insektenfacettenauge darstellt. Denn in allen jenen bisher beschriebenen Fällen (Weismann, Bauer, Michels), in denen die Lobus opticus-Bildung sich postembryonal vollzieht, verläuft die Entwicklung im großen und ganzen in der oben

geschilderten Weise, indem sich von dem ursprünglich ungegliederten Oberschlundganglion durch Wachstums- und Abschnürungsvorgänge der Lobus opticus in der Frontalebene ausbildet.

Es entspricht somit die Art der Innervierung gänzlich derjenigen des Facettenauges der andern Insekten.

IV. Die Metamorphose des Mitteldarms.

Bisher wurde, meines Wissens, die postembryonale Darmentwicklung nur für solche Insekten untersucht, die auch während ihres Imagostadiums einen funktionsfähigen, gut entwickelten Darm besitzen. Bei den Strepsipteren, insbesondere bei Xenos Rossii, liegen die Verhältnisse wesentlich anders. Hier ist nämlich der Darm in den jungen Larvenstadien am besten ausgebildet, während er bei der männlichen Imago in einigen Partien völlig zugrunde gegangen ist, in anderen, wo er sich noch vorfindet, eine ganz rudimentäre Ausbildung aufweist. Die genauere Beobachtung lehrt ferner, daß die mittleren Abschnitte des Darmes bei den verschiedenen Imagines nicht dieselbe Entwicklungsstufe erreichen, sondern ziemlich verschiedene Bilder zeigen.

Diese Eigentümlichkeiten der Metamorphose des Mitteldarms lassen sich erklären durch das schon längst bekannte biologische Verhalten, das diese Tiere während ihrer verschiedenen Entwicklungsstufen darbieten, und das ich deshalb hier, in aller Kürze, anführen möchte. Aus dem Brutkanal des Weibchens, das lebendig gebährend ist, schlüpfen, bei uns ungefähr im Mai, die springenden Larven, etwa 150 an Zahl, aus, die „triungulins“ von Brues (1903). Ihre Mundteile sind bei Xenos Rossii, nach Nassonov, vollständig unentwickelt, ohne gesonderte Ober- und Unterlippe, nur mit einem einzigen Paar Mundgliedmaßen ausgerüstet, das wahrscheinlich als Oberkiefer zu deuten ist. Sie sind zur Zerkleinerung von Nahrung ungeeignet, so daß diese springenden Larven keine geformte Nahrung aufzunehmen imstande sind. Die Tiere bedienen sich ihrer nur dazu, um sich durch die Integumente ihrer Wirtslarve, in diesem Falle durch diejenigen von Polistes gallica, hindurchzuarbeiten. Man sieht somit, daß diese frei beweglichen Larven darauf angewiesen sind, sobald wie möglich in eine Wespenlarve einzudringen, wo ihnen dann genügend flüssige Nahrung zur Verfügung steht, die durch den Mund leicht in das Darminnere gelangen kann, wo ich sie auch tatsächlich in der

Form eines färbbaren Gerinnsels oft beobachten konnte. Da aber für die springende Larve der nah verwandten Art Xenos Peckii von Brues große Anlagen von Mandibeln, ersten Maxillen und zweiten Maxillen beschrieben worden sind, so kann man daraus wohl schließen, daß die frei bewegliche Larve dieser Art noch befähigt ist, Nahrung zu erfassen und zu zerkleinern. Unsere Art, Xenos Rossii, würde demnach eine dem Parasitismus schon stärker angepaßte Form darstellen.

Nachdem die springenden Larven von Xenos Rossii in die Leibeshöhle einer Polisteslarve gelangt sind, häuten sie sich alsbald. Sie entbehren nun irgendwelcher Körperanhänge vollständig. Denn diese sind einerseits für die parasitären Larven zweifellos überflüssig geworden, andererseits könnten sie ihnen unter Umständen geradezu schädlich werden, da mit derartigen Organen, z. B. mit harten spitzen Mandibeln versehene Tiere, die zarten Gewebe der Wespenlarven leicht verletzt werden könnten und dadurch das Leben ihres Wirtes zugleich mit dem eigenen gefährden würden. Die Integumente der gehäuteten, parasitären Larve sind außerordentlich weich und spielen wahrscheinlich eine wichtige Rolle bei der Nahrungsaufnahme. Zu dieser Funktion kann die äußere Haut auch deshalb als geeignet angesehen werden weil sie eine größere Oberfläche darstellt als der Darm, der als einfaches, gerades Rohr in der Körperachse liegt (Textfig. 7 u. 8). Beweise hierfür liegen allerdings nicht vor, da derartigen Experimenten sich begreiflicherweise große Schwierigkeiten entgegenstellen.

Daß schließlich der Darm der Imago keine konstante Beschaffenheit aufweist, kann wohl damit erklärt werden, daß die Imago keine Nahrung aufnimmt, in der Phylogenese aber zweifellos einmal dazu befähigt war, daß wir also in dem Darm des Männchens von Xenos Rossii ein Organ vor uns sehen, das in Rückbildung begriffen ist. Dazu kommt noch der Umstand, daß die Tiere überhaupt auf verschieden hohen ontogenetischen Entwicklungsstufen die Puppenhülle verlassen, so daß also auch die durch die Unvollständigkeit der Metamorphose hervorgerufene Ungleichheit der Ausbildung berücksichtigt werden muß.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen möchte ich nun zur Darstellung der Darmmetamorphose übergehen, die im einzelnen außerordentlich merkwürdig verläuft. Ich beschränke mich dabei auf die Schilderung der Veränderungen im Mitteldarm, da sie hier am durchgreifendsten sind und deshalb am deutlichsten be-

obachtet werden können. Außerdem spielt dieser Darmabschnitt (wegen seiner relativen Ausdehnung) bei der Verdauung und Resorption die Hauptrolle.

Bei jungen Stadien verläuft die Entwicklung in der ganzen Längenausdehnung des Mitteldarms gleichartig, gestaltet sich dagegen später, bei alten Larven und Puppen, verschieden in Thorax und Abdomen.

Der Mitteldarm, von NASSONOV „Magen" genannt, stellt ein gerade gestrecktes Rohr dar, das hinten blind endet, während es vorn an den ektodermalen Vorderdarm sich anschließt (Textfig. 7, p. 25). Das Lumen setzt sich hier kontinuierlich von einem Darmabschnitt in den anderen fort. Eine Klappe, aus einer Ringfalte bestehend, wie sie z. B. von KOWALEVSKI (1887) für die Musciden beschrieben worden ist, ist an dieser Stelle nicht zur Ausbildung gelangt. In dem Fehlen einer Verschlußklappe zeigt sich ebenfalls der einfache Bau des Darmtraktus.

Eine Unterscheidung in ektodermalen Vorderdarm und in Mitteldarm ist dadurch möglich, daß beide Darmabschnitte eine für sie typische und voneinander verschiedene Histologie besitzen. Der Vorderarm besteht aus kleinen angenähert isodiametrischen Zellen, mit kugeligen Kernen, die mehrschichtig übereinander angeordnet sind (Taf. III, Fig. 21). Sie gleichen den Hypodermiszellen, in die sie auch gegen das Vorderende des Stomatodaeums allmählich übergehen. Der Mitteldarm dagegen wird auf den frühen Larvenstadien, und von diesen soll zunächst die Rede sein, von einer einzigen Lage von Zellen gebildet. Unter ihnen fallen zunächst große Drüsenzellen auf, deren man auf dem Querschnitt etwa acht bis neun zählt (Taf. IV, Figg. 24, 25 *dz*). Sie sitzen mit breiter Grundfläche einer feinen, strukturlosen Basalmembran (Taf. IV, Fig. 24 *bm*, Membrana propria, Tunica propria nach FRENZEL) auf. Das Protoplasma dieser Zellen bildet ein feines Wabenwerk, an manchen Stellen ist es körnelig, da und dort zeigen sich in ihm kleine Vakuolen. In jeder dieser großen Zellen liegt ein Kern, der von langgestreckter Gestalt ist und den größten Teil der Zelle durchzieht. Er stellt sich parallel zum größten Durchmesser der Zelle ein, also radial in bezug auf den kreisförmigen Darmquerschnitt (Taf. IV, Fig. 24 *k*). Die Kernmembran ist deutlich ausgeprägt. Außerdem bemerkt man im Kern massige, sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färbende Nukleolen; die chromatische Substanz ist über den ganzen übrigen Kernraum bald dichter, bald lockerer verteilt.

Außer diesen hohen Epithelzellen finden sich noch kleinere, die $^1/_5$—$^1/_2$ von der Höhe der anderen erreichen (Taf. IV, Fig. 24 *kz*). Ihr Protoplasma hat im allgemeinen dieselbe Struktur wie dasjenige der hohen Epithelzellen, ihr Kern ist aber entsprechend kleiner und kompakter. Alle Zellen stoßen an die Basalmembran, die großen kommen in der Mitte des Lumens fast zur gegenseitigen Berührung.

Wie schon erwähnt, ist der Darm der parasitischen Larve offenbar längere Zeit lebens- und funktionsfähig. In den frühesten Stadien scheint die Darmtätigkeit nach dem auffallenden histologischen Unterschied im Bild der Zellen und Kerne vorwiegend oder ausschließlich auf die hohen Epithelzellen beschränkt zu sein (Taf. IV, Fig. 24 *dz*).

Auf einem wenig älteren Stadium (Taf. IV, Fig. 25) als jenes von Taf. IV, Fig. 24 zeigen die erwähnten niederen Epithelzellen zweierlei Verhalten. Ein Teil von ihnen (Taf. IV, Fig. 25 *kz*), etwa doppelt so viel als hohe Drüsenzellen, nimmt nämlich sehr rasch an Größe zu. Sie besitzen auf Taf. IV, Fig. 25, $^1/_2$—$^3/_4$ der Höhe der großen Epithelzellen und machen schon den Eindruck von Drüsenzellen, indem sie sich in ihrem histologischen Aufbau von den großen Zellen nicht mehr unterscheiden, denen sie vielmehr, abgesehen natürlich von der Größendifferenz, vollständig gleichen. Eine derartige Vermehrung von der Verdauung dienenden Elementen weist auf eine gesteigerte Tätigkeit des Darmtraktus auf diesem Stadium hin. Wie und ob sich in ihrer Tätigkeit die kleinen Epithelzellen von den großen unterscheiden, vermag ich nicht anzugeben.

Der andere Teil des niederen Darmepithels besteht auf diesem Stadium noch aus kleinen Zellen (Taf. IV, Fig. 25 *iz*), die im Vergleich zu denen von Taf. IV, Fig. 24 nur wenig oder gar nicht gewachsen sind. Sie besitzen dichtes Protoplasma mit relativ großen Kernen. Diese Zellen sind anscheinend regellos über die ganze Wandung des Mitteldarmrohres zerstreut, ähnlich der Abbildung, die Kowalevsky (1887) für die Musciden gibt. Sie treten nur da und dort zu kleineren Komplexen zusammen, ohne indes Gruppen von bestimmter Zellenzahl zu bilden. Doch habe ich auf diesen Stadien nie mehr als drei jener Zellen beieinander liegen sehen. Diese sind zweifellos hervorgegangen aus gewissen jener kleinen Zellen, die schon auf Taf. IV, Fig. 24 zu sehen waren (*iz*), und zwar durch Zellteilung. Es sind in ihnen, wie die schon mehrfach in der Literatur gegebenen Be-

schreibungen der Darmmetamorphose und auch ihr Schicksal in unserem Falle zeigen, die imaginalen Zellen des Mitteldarmepithels oder die Epithelmutterzellen FRENZELS zu sehen. Ein kleiner Unterschied zwischen zwei Arten niederer Epithelzellen ist schon auf Taf. IV, Fig. 24 angedeutet. Es wurde aber bei der Beschreibung jenes Stadiums darauf nicht näher eingegangen, weil es unmöglich ist, in jenem Zeitpunkt eine sichere Scheidung zwischen den Epithelmutterzellen (*iz*) und den ersten Anlagen der kleinen Drüsenzellen (*kz*) durchzuführen. Ich vermag deshalb auch die Frage nicht zu entscheiden, ob die in Rede stehenden Zellen des Mitteldarmepithels desselben Ursprungs sind, oder ob bloß die jüngsten Stadien der betreffenden Elemente einander so gleichen, daß sie von unserem Auge nicht unterschieden werden können.

Der Bau der Drüsenzellen des Stadiums von Fig. 25, Taf. IV ist gegen jenes von Fig. 24, Taf. IV etwas verändert: In dem sich dunkler färbenden Protoplasma bemerkt man zahlreiche größere Vakuolen. Die Kerne der betreffenden Zellen haben ovale bis kugelige Form angenommen und die vorher in Mehrzahl vorhandenen Nukleolen haben sich meist zu einem großen, unregelmäßig gestalteten Körper zusammengeballt.

Daß tatsächlich die in Taf. IV, Fig. 25 mit *iz* bezeichneten Zellen dazu berufen sind, das Darmepithel zu erneuern, zeigt ihr folgender Werdegang: Man bemerkt nämlich durch Vergleich von Taf. IV, Fig. 25 mit den folgenden Abbildungen (Taf. IV, Fig. 26—29), wie sich diese Zellelemente sehr rasch vermehren. Dies führt zu einer Verschmelzung der einzelnen Zellinseln mit ihren Rändern, so daß auf Taf. IV, Fig. 26 und 27 schon ein nahezu lückenloser Ring von kleinen Epithelzellen zu beobachten ist. Mit der Vermehrung dieser Epithelmutterzellen geht Hand in Hand ihre Volumzunahme, die sich auch auf die Kerne erstreckt. Dadurch wird eine wesentliche Umfangsvergrößerung des ganzen Darmrohres hervorgerufen, wie durch Vergleich von Taf. IV, Fig. 24 und 25 mit Taf. IV, Fig. 27 und 29 leicht gesehen werden kann. Gleichzeitig werden die larvalen Epithelzellen auseinandergeschoben, und man kann nunmehr zwischen den Drüsenzellen Partien von rein imaginalem Epithel erkennen. Aber auch die Zellen des larvalen Epithels nehmen in der Entwicklungsperiode, die in Taf. IV, Fig. 27 wiedergegeben ist, noch an Größe zu. Ihr Protoplasma ist hier von einer großen Anzahl mittelgroßer und kleiner Vakuolen durchsetzt, so daß

es einen schaumigen Eindruck macht. Die in das Lumen hineinragenden Randpartien der Epithelzellen gehen durchweg in eine helle Zone über, von deren Bedeutung ich nichts sicheres zu behaupten vermag. Auch die Kerne haben sich mit ihren Zellen vergrößert. Die Nukleolen zeigen nicht mehr ihre frühere kompakte Beschaffenheit, sondern sind in viele kleine Körner zerfallen. Die Form der Zellkerne auf diesem Stadium bedarf noch besonderer Erwähnung. Denn man bemerkt häufig solche von eigentümlich gelappter Gestalt, hufeisenförmige Gebilde, die nach dem basalen Teile der Zelle sich öffnen (Taf. IV, Fig. 26).

Diese eigentümliche Gestaltungsveränderung der Kerne steht vielleicht in Zusammenhang mit gewissen Vorgängen in dem übrigen Teil der Zelle. Die larvalen Zellen zeigen nämlich in einem wenig späteren Zeitpunkt (Taf. IV, Fig. 28) radiär angeordnete Vakuolen, die nach dem, dem Darmlumen zugekehrten Rande der Zelle im allgemeinen kleiner werden. Ferner fällt an vielen Zellen dieses Stadiums ihre eigentümlich gelappte Form auf. Da man nun diese Lappen häufig mit Kernen ausgerüstet findet, so ist die Möglichkeit immerhin denkbar, daß die larvalen Zellen sich hier teilen und jene früher erwähnten hufeisenförmigen Kerne amitotische Kernteilungsfiguren repräsentieren. Auf Beobachtung aller Übergangsstadien einer solchen Zellzerklüftung gegründete Beweise für diese Ansicht fehlen mir indes.

Der exakten Feststellung zugänglich ist lediglich die Tatsache, daß auf dem Stadium von Taf. IV, Fig. 28 und dem unmittelbar folgenden von Taf. IV, Fig. 29 eine bedeutende Zunahme von larvalen Zellen stattfindet, und zwar sind nun im Abdomen durchschnittlich etwa 30, im Thorax bis zu 50 auf einem Querschnitt zu zählen. Diese Vermehrung der Elemente des larvalen Epithels ist höchstwahrscheinlich in der Hauptsache darauf zurückzuführen, daß die früheren kleinen Drüsenzellen nunmehr herangewachsen sind, und den Großen an Aussehen und Größe fast gleichen. Dabei hat die Ergänzung an larvalen Drüsenzellen im Thorax, wo auf diesen Stadien schon der Durchmesser des Darmes größer ist als im Abdomen, entsprechend lebhafter stattgefunden. Sie bedeutet indes keine weitere Steigerung der Funktionsfähigkeit des Darmes, sondern fällt zusammen mit dem Anfang der Degeneration des gesamten Larvenepithels. Daß die larvalen Zellen auf dem Stadium der Fig. 28 resp. 29, Taf. IV den Höhepunkt ihrer Entwicklung überschritten haben, läßt sich zunächst daran erkennen, daß diese Zellen von nun an stetig

kleiner werden, und zwar, indem sie von außen nach innen abzuschmelzen beginnen. Vielleicht kann jener helle Hof, der früher bei Fig. 27 (Taf. IV) erwähnt wurde, hiermit in Zusammenhang gebracht werden.

Zur genaueren Wiedergabe der Verhältnisse in einem relativ frühen Degenerationsstadium diene uns die Fig. 29 (Taf. IV). Das Protoplasma der larvalen Zellen zeigt hier noch die streifige Struktur, die bei Fig. 28 (Taf. IV) erwähnt wurde, aber nicht mehr so deutlich. Es fängt an, eine gleichmäßige, homogene Beschaffenheit anzunehmen. Die Kerne dieser Zellen sind etwas größer geworden, als im vorhergehenden Stadium; sie scheinen sich aufzulockern. Das Chromatin ist grobkörnig, und die Reste des schon ziemlich stark zerfallenen Nukleolus nehmen eine auf dem Schnitt häufig kreisförmige Gestalt an. Eine scharfe Kernumgrenzung ist nicht mehr nachweisbar. Die Epithelmutterzellen haben um diese Zeit ihre Teilungen wohl schon eingestellt, fangen dagegen jetzt an zu wachsen, so daß sie die larvalen Zellen immer weiter von der Basalmembran entfernen.

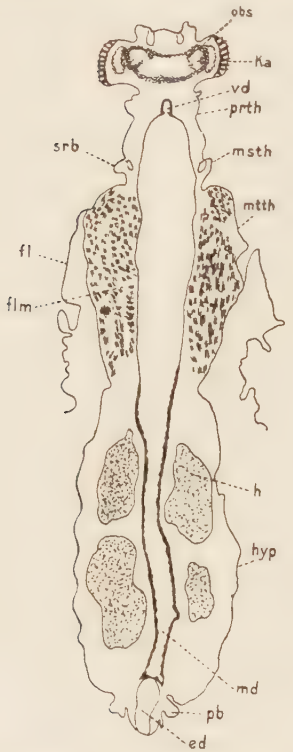
Auf dem nächsten Stadium (Taf. IV, Fig. 30) bemerkt man, daß die Kerne der imaginalen Zellen inzwischen ebenfalls stark herangewachsen sind. Sie haben voneinander ungefähr gleiche Abstände und befinden sich stets am distalen Ende ihrer Zellen. Ihr Chromatin ist gleichmäßig in Gestalt feiner Körner über den ganzen Kernraum verteilt (Taf. IV, Fig. 30 *ik*). Das Protoplasma der imaginalen Zellen zeigt auf diesem Stadium homogene, hyaline Beschaffenheit. Zellgrenzen sind nicht wahrzunehmen (Taf. IV, Fig. 30 *ik*). Distal vor der Mehrzahl der imaginalen Kerne befinden sich kleine Höcker, die einen dunkeln, unregelmäßig gestalteten Körper enthalten: die Reste der larvalen Drüsenzellen mit ihren Kernen (Taf. IV, Fig. 30 *bz* und *lk*). Ihr Plasma ist dunkler, als das der darunterliegenden imaginalen Zellen. Eine scharfe Trennungslinie zwischen beiden ist indes nicht vorhanden. An die Basalmembran sieht man, hier zum ersten Mal, zerstreute Mesodermzellen von außen angelagert (Taf. IV, Fig. 30 *mz*). Sie stellen in ihrer Gesamtheit die spärliche Anlage einer Muskularis dar. Von der Fläche gesehen, sollen die einzelnen Zellen, nach Nassonov, reich verästelt sein, so daß sie das Darmrohr als feines Netz umspinnen.

Im folgenden muß die Darstellung der Darmentwicklung für Thorax und Abdomen gesondert durchgeführt werden, da sich in diesen Stadien gewisse Unterschiede zwischen beiden Darm-

abschnitten bemerkbar machen. In Taf. IV, Fig. 31, einem Querschnitt durch die thorakale Darmregion einer jungen Puppe, sieht man, daß die distalen Enden der larvalen Drüsenzellen samt den Kernüberbleibseln in das Darmlumen abgestoßen worden sind. An einer Stelle steht noch eine Larvenzelle in Verbindung mit der imaginalen Zellschicht. Zwischen beiden hat sich eine Vakuole gebildet, deren Vergrößerung wohl schließlich die Loslösung des distalen Anhängsels zur Folge hat. Die in dem Darminneren angehäuften Überreste des Larvenepithels lassen noch teilweise ihre Herkunft erkennen, namentlich die Kerne. Das meiste ist dagegen schon in eine körnige Masse zerfallen, die dann zu einer breiigen Substanz weiterverarbeitet wird. Das gesamte vom Abbau herrührende Material, das eben beschrieben wurde, ist identisch mit dem „gelben Körper" Weismanns. Das imaginale Epithel ist ziemlich nieder und seine Kerne sind klein und wenig zahlreich. Auch scheint sich eine Muskularis noch nicht angelagert zu haben. Ein Schnitt durch das Abdomen einer Puppe vom gleichen Stadium wie jenes von Fig. 31 (Taf. IV), ein Längsschnitt, zeigt, daß das Larvenepithel hier bereits vollständig verschwunden ist, und auch im Darmlumen sind nur noch spärliche Überreste davon, meist feinste Körnchen, zu bemerken (Taf. IV, Fig. 32). Die imaginalen Kerne haben sich, soweit sie in eine ellipsoide Gestalt übergegangen sind, mit ihrer großen Achse parallel zur Darmachse eingestellt und sind gegen früher (Taf. IV, Fig. 30) etwas kleiner geworden.

Um die Beziehungen zwischen thorakalem und abdominalem Mitteldarm besser überblicken zu können, betrachten wir einen Frontalschnitt, der durch ein Tier eines etwas späteren Stadiums als Fig. 32 (Taf. IV) geführt ist (Textfig. 8). Es ist eine Puppe, die nicht mehr weit vom Ausschlüpfen entfernt war. Man sieht den Darm auch auf diesem Stadium noch als gerades, ausgestrecktes Rohr den Körper durchziehen. Das Lumen des Mitteldarmes kommuniziert aber nicht mit dem des Enddarmes, sondern beide Darmabschnitte enden an den einander zugekehrten Enden blind. Im Abdomen besitzt der Enddarm im allgemeinen konstante lichte Weite, fängt aber im ersten Abdominalsegment an sich zu verbreitern und erreicht hierauf seine größte lichte Weite im vorderen Teile des Mesothorax. Hier ist sein Durchmesser doppelt so groß wie im Abdomen. Von nun ab verengt er sich wieder, wird aber nicht mehr so schmal wie im Abdomen und geht schließlich in den engen Vorderdarm über. Ferner läßt

sich diesem Frontalschnitt entnehmen, wie die Darmwandung allmählich nach vorn dünner wird. Darüber orientieren indes genauer und zuverlässiger die Fig. 33 *a*, *b*, *c* (Taf. IV). Sie stellen Stücke des Darmepithels der in Textfig. 8 abgebildeten Puppe dar, und zwar aus dem Prothorax (*a*), Metathorax (*b*) und dem mittleren Abdomen (*c*) bei gleicher, sehr starker Vergrößerung gezeichnet. Im Prothorax (Taf. IV, Fig. 33 *a*) sind die Zellen außerordentlich flach, die Kerne nur spärlich vorhanden und lang ausgezogen. Das metathorakale Stück zeigt bereits höheres Epithel mit zahlreichen Kernen. Diese besitzen eine mittlere helle Zone, die hier zum ersten Male auftritt. Die innere Darmoberfläche ist deutlich gewellt, und zwar liegen die Erhebungen meistens vor Kernen. Im Abdomen ist der imaginale Darm am besten ausgebildet. Das zeigt sich zunächst in der beträchtlichen Höhe der Epithelzellen, die etwa viermal so hoch sind als im Prothorax. Die Kerne liegen nahe beisammen, so daß auf denselben Raum ungefähr 2½mal so viel Kerne entfallen, die außerdem die anderen an Größe beträchtlich übertreffen. Sie zeigen ferner die Tendenz, sich radial einzustellen, indem sie gleichzeitig gegen die innere Darmwand rücken.



Textfig. 8. Frontalschnitt durch eine nahezu ausgewachsene Puppe. Komp. Ok. 4. Obj. a* (Zeiss). (Mit ABBE'schem Zeichenapparat entworfen.) *ed* Enddarm; *pb* Penis-Basis; *md* Mitteldarm; *hyp* Hypodermis; *h* Hoden; *mtth* Metathorax; *msth* Mesothorax; *prth* Prothorax; *vd* Vorderdarm; *ka* Komplexauge; *obs* Oberschlundganglion; *srb* Schwingerbasis; *fl* Flügel, gefaltet; *flm* Flügelmuskel.

Für den ganzen Mitteldarm ist auf diesem Stadium noch charakteristisch, daß sich in ihm Zellgrenzen nicht nachweisen lassen und daß die Muskularis auch jetzt noch keine geschlossene Schicht bildet. Sie läßt sich zwar nunmehr bis in die äußersten Teile des Prothorax verfolgen; indes werden die Muskelzellen nach dem oralen Pol zu spärlicher. Sie zeigen durchweg eigentümliche Fortsätze, die sich aber nicht alle der Darmwandung anschmiegen, sondern auch teilweise in das den Darm umgebende Fett-

gewebe hineinragen (Taf. IV, Fig. 33 *mg*). Aus der histologischen Beschaffenheit dieser Muscularis zu schließen, ist sie nicht befähigt, durch Kontraktion auf den Darm einzuwirken, etwa peristaltische Bewegungen auszuüben.

Die Bilder der Darmentwicklung während der Puppenruhe zeigen uns somit, daß im Thorax die larvalen Zellen sich länger erhalten als im Abdomen, während dort gleichzeitig die basalen imaginalen Zellen in ihrem Wachstum zurückbleiben. Degeneration und Regeneration des Mitteldarmepithels schreiten somit von vorn nach hinten fort.

Aus den Abbildungen Taf. IV, Fig. 33 *a*, *b*, *c* und Textfig. 8 geht ferner hervor, daß es keine äußere mechanische Kraft ist, die den Mitteldarm in seinem vorderen Abschnitt stark erweitert, und dadurch naturgemäß seine Wandung dünner machen würde, daß also etwa durch Dilatation der Muskel- oder Darmepithelzellen die Erweiterung des Darmrohres bewirkt würde. Einer derartigen Erklärung widerspricht der allmähliche Übergang von hohem in niederes Epithel und der Umstand, daß dem größten Durchmesser des Darmrohres (Mesothorax) nicht die kleinste Wandstärke (Prothorax), entspricht und daß schließlich auch die Kerne sukzessive kleiner werden. Man hat infolgedessen die Größenverschiedenheit auf innere Ursachen, auf Wachstumsvorgänge, zurückzuführen.

Auf dem eben geschilderten Stadium (Textfig. 8, Taf. IV, Fig. 33 *a*, *b*, *c*) kommen manche Puppen zum Ausschlüpfen. Andere dagegen bleiben auf dieser Entwicklungsstufe nicht stehen. Diese zeigen dann schließlich eine in der angegebenen Richtung weiter fortgeschrittene Ausbildung des Mitteldarmrohres. So sieht man in Taf. IV, Fig. 34 ein Stück eines Querschnittes durch den hinteren Teil des Abdomens einer gut ausgebildeten Imago. Was hier (Taf. IV, Fig. 34) im Vergleich mit Taf. IV, Fig. 33 *c* besonders auffällt, ist die eigentümliche Anordnung und Form der Kerne. Diese haben sich nämlich alle senkrecht zur Darmoberfläche eingestellt unter gleichzeitiger Streckung in der radialen Richtung. Ferner zeigen die Kerne, gerade wie das früher für die larvalen degenerierenden Kerne beschrieben wurde, nach ihrem basalen Ende zu hufeisenförmige Ausschweifungen. Es ist nicht unmöglich, daß der Raum zwischen den Schenkeln des Hufeisens mit jener auf Taf. IV, Fig. 33 beschriebenen hellen Zone identisch ist. Jedenfalls kommen auch hier wieder Kernbilder zustande, die an amitotische Kernteilungsfiguren erinnern. Es

ist indes wahrscheinlicher, daß es sich in diesem Falle nur um Formveränderungen degenerierender Kerne handelt, die mit deren Teilung nichts zu tun haben. Auch fehlt mir hier wie dort der Beweis für die tatsächliche Existenz einer direkten Kernteilung.

In diesem Stadium (Taf. IV, Fig. 34) zeigen sich die Zellen des imaginalen Darmepithels deutlich durch helle Partien zwischen den sich dunkel färbenden Plasmabezirken voneinander abgegrenzt, während ich in den früheren Stadien Zellgrenzen nicht nachweisen konnte. Nach außen ist die Begrenzung des Epithels durch die deutlich ausgeprägte Basalmembran gegeben, an die sich die Muscularis anschließt, die immer noch aus unzusammenhängenden Zellen besteht. Sie gleicht den Bildern, die Karawaiew (1898) von jungen Entwicklungsstadien (eben eingesponnenen Larven von Lasius flavus gibt (vgl. dessen Fig. 10) und kann deshalb als auf dem Anfangsstadium der Entwicklung stehen geblieben betrachtet werden.

Dieses Darmepithel wird nach vorn flacher, geht aber nicht mehr in ein Plattenepithel über, sondern hört vollständig auf im Metathorax, um erst wieder kurz vor dem ektodermalen Vorderdarm anzufangen. Es fehlt also der Darm fast im ganzen Thorax. Während nämlich das Epithel im Abdomen in der angegebenen Weise sich weiter entwickelt (von Taf. IV, Fig. 33 zu Fig. 34), bleibt es im Thorax auf dem Zustand von Taf. IV, Fig. 33 *a* und *b* stehen und fällt schließlich der Auflösung anheim. Man findet hier an Stelle des Darmes nur eine sich schwach färbende, strukturlose Masse oder gar nichts mehr von ihm. Das allmähliche Aufhören des Darmes steht im Einklang mit dem früher erwähnten steten Flacherwerden des Epithels gegen die vorderen Regionen des Darmes zu, und es scheint mir daher die Auflösung des thorakalen Mitteldarmes durch den Organismus von langer Hand her vorbereitet zu sein.

Der Versuch einer Erklärung für diese teilweise Darmauflösung wurde schon auf p. 30 und 31 gemacht. Hier möchte ich dazu noch einen Punkt nachtragen, nämlich die Frage zu beantworten suchen, warum gerade die thorakale Region der Auflösung anheimfällt. Der Grund dafür liegt wahrscheinlich darin, daß infolge der mächtigen Entwicklung der Flügel- (und Schwinger-) Muskulatur äußerste Raum- und Materialausnützung in der Puppe notwendig wird, so daß entbehrliche Organe dem Aufbau der unbedingt erforderlichen geopfert werden. Der Darm ist nun tatsächlich für die männliche Imago überflüssig, da das Tier nur

wenige Stunden lebt (2—3 Stunden), was sich ferner auch daran zeigt, daß der Mitteldarm auch im Imagozustand nicht mit dem Enddarm in offener Verbindung steht. Die Flügel sind dagegen das wichtigste, wenn nicht ausschließliche Fortbewegungsorgan, das somit unter allen Umständen gekräftigt werden muß. Das Zurückbleiben des thorakalen Mitteldarmes im Wachstum wäre demnach als Korrelativerscheinung, als Hemmung, aufzufassen, die durch die überhandnehmende Muskulatur bedingt ist, und die gänzliche Zerstörung dieses Abschnittes als ein Moment in der Anpassung unseres Fächerflüglers an den Flug.

Die Mitteldarmentwicklung zeigt also im großen und ganzen die für Insekten bekannten histolytischen und histogenetischen Veränderungen. Sie verlaufen aber im einzelnen so eigentümlich, daß sie eine engere Beziehung zu irgend einem anderen bisher beschriebenen Insektentypus nicht erkennen lassen.

Zusammenfassung.

Die vorliegenden Untersuchungen über die nachembryonale Entwicklung der Extremitäten, des Komplexauges, des Oberschlundganglions und des Mitteldarms von Xenos Rossii ergaben folgende Resultate, die hier noch einmal kurz zusammengefaßt seien:

1. Die erste Anlage der Extremitäten ist eine runde Hypodermisverdickung. An ihrer Innenfläche bildet sich eine Höhlung, die zum späteren Extremitätenlumen wird. Hierauf tritt außen um die Verdickung eine Ringfurche auf, die sich zum Peripodalraum vertieft. Die Peripodalraumbildung ist also eine sekundäre. Das Mesoderm der Extremitäten leitet sich von mesodermalen Wanderzellen ab, die sich schon im eben auftretenden Extremitätenlumen vorfinden. Die mesothorakale dorsale Extremitätenanlage ist der metathorakalen vollständig homolog, und der Schwinger ist somit als umgewandelter Flügel anzusehen.

2. Das Komplexauge geht aus einer lateralen Verdickung der einschichtigen Hypodermis des Kopfes hervor. Die einzelnen Ozellen differenzieren sich aus dieser in der Weise, daß zuerst die einschichtige Retina gebildet wird, über der sich sekundär durch Überwachsung von undifferenzierten Hypodermiszellen die Corneagenschicht ausbreitet. Die Sehzellenschicht erzeugt Stiftchensaum und Postretinalfasern, die corneagenen Zellen die bikonvexe Linse. Dazu kommt noch eine einzige Lage von Pigmentzellen, die zunächst den seitlichen Rand der Cornea umsäumen

und sich später in Form eines Trichters anordnen, auf dessen Grund die Corneagenzellen liegen, und dessen Inneres die Linse einnimmt. Das Pigment des Komplexauges entsteht an Ort und Stelle, eine Wanderung von Pigment aus dem Larvenauge ist nicht nachweisbar. Man trifft das Pigment in zwei histologisch und physiologisch gesonderten Elementen des Ozellus an: in den Retinazellen und in den als Iris funktionierenden Pigmentzellen. Der Zwischenraum zwischen den einzelnen Ozellen wird von langgestreckten Stützzellen eingenommen, die sich von den ersten Hypodermiszellen durch Form und Funktion am wenigsten unterscheiden. Zuletzt werden von besonderen unpigmentierten Zellen die pinselförmigen Haare ausgeschieden, die zwischen je drei aneinander stoßenden Ozellen stehen.

3. Das Oberschlundganglion besteht auf den frühesten Larvenstadien aus zwei zur Körperlängsachse symmetrisch gelagerten, oblongen Teilen. Jede dieser Hälften sendet lateralwärts eine Nervenfaser aus, deren distales Ende schließlich an die Hypodermis stößt an der Stelle, an der später das Komplexauge sich entwickelt. Diese seitliche Nervenfaser besitzt zwei Anschwellungen, eine distale und eine proximale. Die distale wird im weiteren Verlauf der Entwicklung zur subretinalen Nervenbündelschicht. Ihr liegt kaudalwärts das larvale Auge auf, das aus der Hypodermis im frühesten Larvenstadium auswandert. Die proximale Verdickung liefert die beiden Ganglienzellenschichten, die drei Markmassen und die drei Kreuzungen.

4. Der Mitteldarm ist ein gerades, ungefähr in der Richtung der Körperlängsachse liegendes Rohr, dessen Lumen nach vorn kontinuierlich, ohne Verschlußklappe, in das des ektodermalen Vorderdarms übergeht, während er hinten blind endet. Die Darmwandung besteht bei den jüngsten Larvenstadien aus einer einzigen Schicht großer, gleichartiger Drüsenzellen (etwa neun auf einem Querschnitt), die einer strukturlosen Basalmembran aufsitzen. Dazwischen finden sich kleine, indifferente Zellen in der äußeren Peripherie der Darmwand vor. Von diesen wachsen einige zu larvalen Drüsenzellen heran, die sich von den zuerst vorhandenen nur durch ihre etwas geringere Größe unterscheiden. Der andere Teil jener Zellen funktioniert als imaginale Epithelmutterzellen. Sie ersetzen das gegen das Ende des Larvenstadiums in Zerfall geratende Larvenepithel, dessen Reste man schließlich im Darmlumen der Puppe als meist formlose Masse antrifft. Aber die Epithelmutterzellen differenzieren sich nicht, wie das bei den In-

sekten üblich ist, zu funktionsfähigem Drüsenepithel um, sondern lösen sich bei den weitest entwickelten Individuen im Thorax ganz auf, während sie im Abdomen zwar bestehen bleiben, aber auch dort den Eindruck der Degeneration machen.

Während der Puppenruhe tritt ferner eine spärliche Muscularis auf, ohne indes ein funktionsfähiges Stadium zu erreichen.

Wenn man von diesen Untersuchungen sich irgendwelche Hinweise auf die Stellung der Strepsipteren im System versprochen hat, so haben sie diese Erwartungen nicht erfüllt. Denn die hier beschriebenen Vorgänge während der postembryonalen Entwicklung zeigen keine ausschließliche Übereinstimmung mit einer unserer Insektenordnungen. Sie weisen vielmehr Anklänge an die verschiedensten Insektentypen auf. Die Frage, ob dieses Verhalten durch die Annahme eines relativ hohen Alters der Strepsipteren erklärt werden darf, eine Ansicht, zu deren Unterstützung ja gewisse entwicklungsgeschichtliche Tatsachen angeführt werden könnten, möchte ich hier nicht diskutieren, da die Entwicklungsgeschichte allein diese Annahme nicht zwingend erscheinen läßt. Außerdem darf bei der Entscheidung dieser Frage nicht unberücksichtigt bleiben, daß man in den Strepsipteren dem Parasitismus extrem angepaßte Tiere zu sehen hat, eine Faktor, der gewiß ihre Umgestaltung auf das wesentlichste beeinflußt hat.

Schließlich sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor Weismann, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen für die mannigfache Anregung und das gütige Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte. Auch meinem Freunde, Herrn Privatdozent Dr. Kühn, sei hier besonders gedankt für die vielen wertvollen Ratschläge und die Anteilnahme an meinen Untersuchungen, ebenso Herrn Professor Dr. W. Schleip.

Erklärung der Tafelabbildungen.

Sämtliche Abbildungen wurden mit dem Abbéschen Zeichenapparat entworfen. Für die schwächeren Vergrößerungen wurden Leitzsche Linsen verwandt. Die Kompensationsokulare und die Ölimmersionssysteme waren von C. Zeiß.

Häufig wiederkehrende Bezeichnungen für Figg. 1—8.

ch Chitincuticula
el Extremitätenlumen
flg Flügelanlage
hyp Hypodermis
is Imaginalscheibe
mz Mesodermzellen
pm Peripodalmembran
pr Peripodalraum
srg Schwingeranlage
st Stigma
tr Trachee
trst Tracheenast

Tafel I.

Fig. 1. Querschnitt durch die rechte, mesothorakale Beinanlage einer jungen Larve. *hypk* Kern einer Hypodermiszelle. *isk* Kern einer Zelle der Imaginalscheibe. Komp.-Ok. 4. Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 2. Querschnitt durch die rechte Schwingeranlage einer älteren Larve. *vpr* ventraler Teil des Peripodalraumes. *dpr* dorsaler Teil des Peripodalraumes. Ok. 2. Obj. 6.

Fig. 3. Querschnitt durch die linke Flügelanlage derselben Larve. Die Pfeile geben die Richtung der Einsenkung des Peripodalraumes resp. des Extremitätenlumens an. *vpr* ventraler Teil des Peripodalraumes. *dpr* dorsaler Teil des Peripodalraumes. Ok. 2. Obj. 6.

Fig. 4. Querschnitt durch die linke Beinanlage einer Larve, die ihrem Alter nach zwischen die von Fig. 1 und jene von Figg. 2 und 3 einzureihen ist. *a* äußerer Rand des Peripodalraumes. *i* innerer Rand des Peripodalraumes. Ok. 2. Obj. 6.

Fig. 5. Querschnitt durch die rechte mesothorakale Beinanlage der Larve, von welcher auch Figg. 2 und 3 herrühren. Ok. 0. Obj. 6.

Fig. 6. Querschnitt durch eine etwas ältere, rechte metathorakale Beinanlage. Ok. 2. Obj. 6.

Fig. 7. Querschnitt durch eine linke Schwingeranlage. *v* ventraler Teil. *d* dorsaler Teil. Ok. 2. Obj. 6.

Fig. 8. Querschnitt durch die rechte Flügelanlage derselben Larve wie Fig. 7. *hpm* hinterer Teil der Peripodalmembran. *vpm* vorderer Teil der Peripodalmembran. Ok. 2. Obj. 6.

Allgemeine Bezeichnungen für die Figg. 9—19.

c Cornea
cz Corneagenzellen
hh der die Ozellenanlage umgebende helle Hof
hyp Hypodermis
hz Haarzelle
hzk Kern der Haarzelle
lg Larvenauge
lpg Pigment des Larvenauges
oclg Ozellusanlage
ph Puppenhaut
prc Processus corneae
pz Pigmentzelle
prs Postretinalfasern
rpg Retinapigment
subs subretinale Nervenbündelschicht
st Stiftchensaum
stz Stützzelle
sz Retinazelle
vk Vakuole

Die Abbildungen 10—18 stellen Längsschnitte durch Ozellenanlagen vor, wie man sie auf Querschnitten durch die Kopfregion erhält, mit Ausnahme von Fig. 16 und 17, die sich aus Frontalschnitten ergaben. Die Figg. 9—17 wurden mit Komp.-Ok. 4 und Ölimmersion 1.5 gezeichnet, Fig. 18 mit Komp.-Ok. 4 und Ölimmersion $^1/_{12}$, Fig. 19 mit Komp.-Ok. 6 und Ölimm. 1.5.

Tafel II.

Fig. 9. Larvenocellus, tangential angeschnitten, im Begriff, sich aus der Hypodermis loszulösen. Depigmentiert mit GRENACHERscher Flüssigkeit. Nur wenige Pigmentkörner *p* schwach sichtbar.

Fig. 10. Jüngste Anlage eines Komplexaugenozellus. *ch* Chitincuticula.

Fig. 11. Wenig ältere Anlage als Fig. 10.

Fig. 12. Zwei Ozellen, die in der Entwicklung etwas weiter fortgeschritten sind. Die rechte Anlage ist tangential getroffen.

Fig. 13. Zwei tangential angeschnittene Ozellen einer wenig älteren Larve.

Fig. 14. Schnitt durch einen Ozellus der linken Kopfseite, dorsal gelegen, von einer ausgewachsenen Larve herrührend.

Fig. 15. Schnitt durch einen Ozellus desselben Komplexauges wie Fig. 14, aber aus der ventralen Region. *tr* Trachee.

Fig. 16. Ozellus einer Puppe. *s* Sekret der Corneagenzellen.

Fig. 17. Ozellus einer etwas älteren Puppe als Fig. 16.

Fig. 18. Zwei Ozellen einer älteren Puppe, die nicht mehr weit vom Ausschlüpfen entfernt ist.

Fig. 19. Eines von den zwischen den Ozellen des Komplexauges stehenden Haaren einer älteren Puppe. *fr* Chitinfransen des Haares.

Allgemeine Bezeichnungen für die Figg. 20—23.

ags äußere Ganglienzellenschicht
chc äußere Kreuzung
chm mittlere Kreuzung
chi innere Kreuzung
ck Zentralkörper
coe Konnektiv des Oberschlundganglions mit dem Unterschlundganglion
fm Fasermasse
h Hemisphären
hlg mesodermale Hülle des Larvenauges
igs innere Ganglienzellenschicht
lg Larvenauge
ln Nerv des Larvenauges
lopt Lobus opticus
lpr Lobus protocerebralis
mme äußere Fibrillärmasse
mmm mittlere Fibrillärmasse
mmi innere Fibrillärmasse
nl Neurilemma
prfs Postretinalfasern
subs subretinale Nervenbündelschicht
tr Tracheen

Tafel III.

Fig. 20. Querschnitt durch das Oberschlundganglion einer jungen, ungefähr 1 mm großen parasitären Larve. Die Schlundkommissur ist punktiert, da sie nicht in einer Ebene liegt mit den Hemisphären. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5.

Fig. 21. Querschnitt durch den Kopf einer etwa 1,2 mm großen Larve. *hyp* Hypodermis. *d* Vorderdarm. *pl* proximale Verdickung des Lobus opticus. *kpt* keulenförmige Endverdickung des Lobus opticus. Ok. 2. Obj. 6.

Fig. 21 a. Die rechte Seite der Fig. 21 stärker vergrößert und mit einem benachbarten Schnitt kombiniert. *hyp* Hypodermis. *kpt* keulenförmige Endverdickung des Lobus opticus. *ktl* Kernteilungsfiguren in der Hypodermis an der Stelle der späteren Komplexaugenanlage. *pl* proximale Verdickung des Lobus opticus. *mz* Mesodermzellen. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5.

Fig. 22. Querschnitt durch das Oberschlundganglion und einen Teil der rechten Komplexaugenanlage einer wenig älteren Larve als in Fig. 21. *oc* Anlage der Ozellen. Komp.-Ok. 4. Obj. 6.

Fig. 23. Kombinierter Querschnitt durch das Oberschlundganglion und ein Stück der rechten Komplexaugenanlage einer fast ausgewachsenen Larve. *oc* Anlagen von Ozellen. *st* Stiftchensaum einer Ozellenanlage. Ok. 0. Obj. 6.

Allgemeine Bezeichnungen für die Figg. 24—34.

bm Basalmembran
dz große larvale Drüsenzelle
ik Kerne der Epithelmutterzellen
if Zellen des imaginalen Darmepithels, zwischen deren homogenem Plasma Zellgrenzen nicht wahrzunehmen sind
iz Epithelmutterzellen
k Kerne der larvalen Epithelzellen
kk Körnchenkugeln
kz kleine larvale Drüsenzelle
lk degenerierter larvaler Kern
lz degenerierte larvale Epithelzelle
mz mesodermale Muskelzelle
pz kernloser Lappen einer larvalen Epithelzelle

Tafel IV.

Fig. 24. Querschnitt durch den Mitteldarm im vorderen Teil des Abdomens einer jungen, parasitären Larve. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5.

Fig. 25. Querschnitt durch den Mitteldarm im mittleren Abdomen. Wenig älter als Fig. 24. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5.

Fig. 26. Querschnitt durch den Mitteldarm einer etwas älteren Larve als Fig. 25. *hk* hufeisenförmiger Kern. Ok. 2. Obj. 6.

Fig. 27. Eine Partie aus dem Querschnitt der Fig. 26, stärker vergrößert. *hh* heller Hof um die larvalen Drüsenzellen. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5.

Fig. 28. Querschnitt durch den hinteren Teil des abdominalen Mitteldarms einer älteren Larve. *r* radiäre Vakuole. Komp.-Ok. 4. Obj. 6.

Fig. 29. Querschnitt durch den Mitteldarm im vorderen Abdomen einer ausgewachsenen Larve. Ok. 2. Obj. 6.

Fig. 30. Längsschnitt durch den Mitteldarm des ersten Abdominalsegments einer ganz jungen Puppe. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5.

Fig. 31. Querschnitt durch den thorakalen Mitteldarm einer wenig älteren Puppe als Fig. 31. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5.

Fig. 32. Längsschnitt durch den abdominalen Mitteldarm von ungefähr demselben Stadium wie Fig. 31. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5.

Fig. 33. Längsschnitte durch den Mitteldarm der in Textfig. 8 abgebildeten Puppe. *hz* helle Zone in den imaginalen Kernen. Komp.-Ok. 4. Ölimm. 1.5. a) Vorderer Prothorax. b) Metathorax. c) Hinterer Teil des Abdomens.

Fig. 34. Querschnitt durch den Mitteldarm aus dem hinteren Teil des Abdomens (8. Abdominalsegment) einer Imago, die ungefähr 2 Stunden nach dem Ausschlüpfen fixiert wurde. *hk* hufeisenförmiger Kern. Komp.-Ok. 4. Ölimm. $^1/_{12}$.

Literaturverzeichnis.

Bauer, Victor, Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XX, 1904.

Berger, Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arbeiten aus dem Zool. Institut Wien, Bd. I, 1878.

Bertkau, Ph., Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Arthropoden. I. Die Augen der Spinnen. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XXVII, 1886.

Brues, Charles, Thomas, A Contribution to our knowledge of the Stylopidae. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XVIII, 1903.

Carrière, Justus, Die Sehorgane der Tiere, vergleichend-anatomisch dargestellt. 1885.

Deegener, Paul, Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von Hydrophilus. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. LXVIII, 1900.

Ders., Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XX, 1904.

Frenzel, J., Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVI, 1886.

Graber, V., Die Insekten. 1887.

Grenacher, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.

Haller, Über die Ozellen von Periplaneta orientalis. Zool. Anz., Bd. XXXI, 1907.

Heider, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus. Jena 1889.

Hentschel, E., Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XII, 1899.

Johansen, Hermann, Die Entwicklung des Imagoauges von Vanessa urticae L. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. VI, 1893.

Jonescu, C. N., Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLV, 1909.

Jusbaschianz, Simeon, Zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Stratiomyden. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. XLVI, 1910.

Karawaiew, Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. LXIV, 1898.

Kirchhoffer, Otto, Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von Dermestes vulpinus F. 1. Teil. Archiv für Naturgeschichte, Bd. I, 76. Jahrgang, 1910.

Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. 1893.

Kowalevsky, A., Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XLV, 1887.

Krüger, Edgar, Über die Entwicklung der Flügel der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Deckflügel der Käfer. Inaug.-Diss., Göttingen 1898.

Leydig, F., Das Auge der Gliedertiere. Tübingen 1864.

Link, Eugen, Über die Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. XXVII, 1909.

Ders., Über die Stirnaugen der hemimetabolen Insekten. Zool. Jahrb., Abt. für Anat. u. Ont., Bd. XXVII, 1909.

Michels, H., Nervensystem von Orycetes nasicornis im Larven-, Puppen- und Käferzustand. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XXXIV, 1880.

Nassonov, N. V., Untersuchungen zur Naturgeschichte der Strepsipteren. Aus dem Russischen übersetzt von A. v. Sipiagin. 1910.

Pankrath, Otto, Das Auge der Raupen und Phryganiden. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XLIX, 1890.

Patten, Studies on the eyes of Arthropods. Development of the eyes of Vespa. Journ. of Morph., Vol. I, 1887, Vol. II, 1888.

Pérez, Charles, Histogénèse des muscles alaires chez les muscides. C. R. Soz. Biol. Paris, Tome LXIII, 1907.

Redikorzew, W., Untersuchungen über den Bau der Ozellen der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXVIII, 1900.

van Rees, J., Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von Musca. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. III, 1888.

Reitzenstein, Frhr. W. v., Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen von Periplaneta orientalis und Cloëon. Zool. Jahrb., Abt. für Anat. u. Ontog., Bd. XXI, 1905.

Rengel, Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus, Hydrobius und Hydrous. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. LXIII, 1898.

Russ, Ernest. Alex., Die postembryonale Entwicklung des Darmkanals bei den Trichopteren (Anabolia laevis). Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XXV, 1908.

Seiler, Wilhelm, Beiträge zur Kenntnis der Ozellen der Ephemeriden. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XXII, 1906.

Sicherer, Otto v., Die Entwicklung des Arthropodenauges. Sitzungsberichte der Gesellschaft f Morphologie u. Physiologie in München, Bd. XXIV, 1908.

Siebold, v., Über Strepsiptera. Archiv f. Naturgeschichte, Bd. IX, 1843.

Strohm, Karl, Die zusammengesetzten Augen der Männchen von Xenos Rossii. Zool. Anzeiger, Bd. XXXVI, 1910.

Tower, W. L., The Origin and Development of the Wings of Coleoptera. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XVII, 1903.

Verson, Zur Entwicklung des Verdauungskanals beim Seidenspinner. Zoolog. Anz., Bd. XXI, 1898.

Viallanes, H., Sur quelques points de l'histoire du développement embryonaire de la mante religieuse. Ann. Sc. Nat. Zool., Tome XI, 1891.

Ders., Histologie et développement des Insectes. Annales de Sciences Naturelles Zoologie, Tome XIV.

Wagner, K., Die Herkunft des Eipigments der Amphibien. Zool. Anz., Bd. XXXV, Nr 17, 1910.

Wahl, Bruno, Über das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larve von Eristalis tenax. Arbeiten aus dem Zool. Inst. der Universität Wien, Bd. XII, 1900.

Ders., Über die Entwicklung der hypodermalen Imaginalscheiben im Thorax und Abdomen der Larve von Eristalis tenax. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXX, 1901.

Weismann, Die Entwicklung der Dipteren. 1864.

Zavřel, Jan, Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen (Stemmata) von Vespa. Sitzungsberichte und Jahresbericht der Böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften, Math.-naturwiss. Klasse, 1902.

Zimmer, C., Die Facettenaugen der Ephemeriden. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXIII, 1898.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Fig. 1.

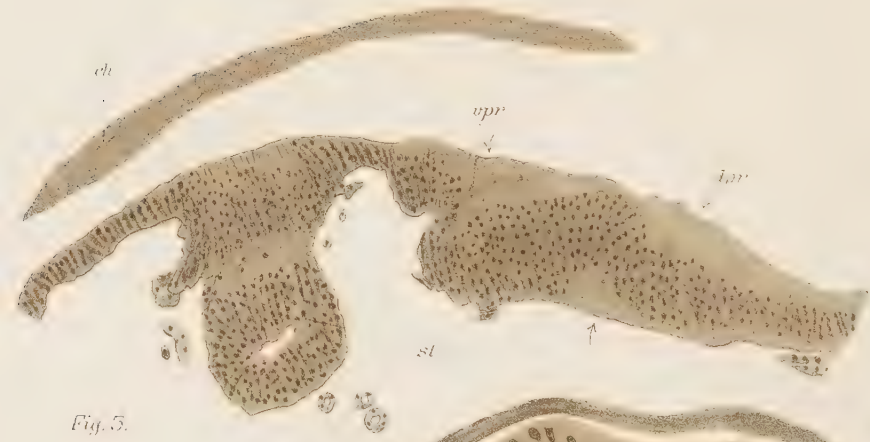


Fig. 3.

Fig. 5.

Fig. 4.

Fig. 5.

n Jena.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

Fig. 7.

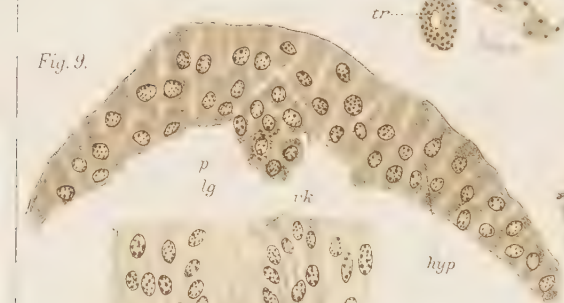


Fig. 9.

Fig. 11.

Fig. 10.

Fig. 12.

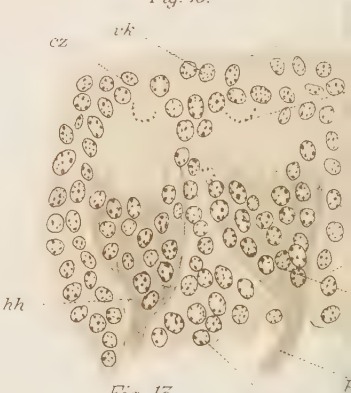


Fig. 13.

Fig. 8.

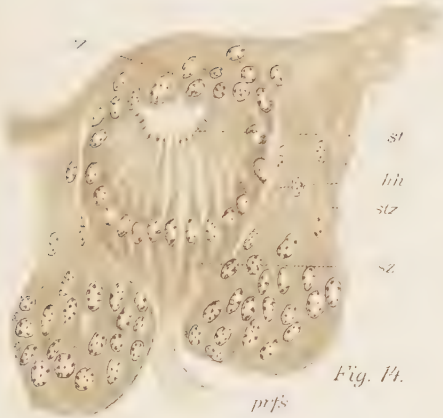


Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.

Lith Anst. v. Wessel Jena.

Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 23.

Fig. 21a.

ch gez

Verlag von

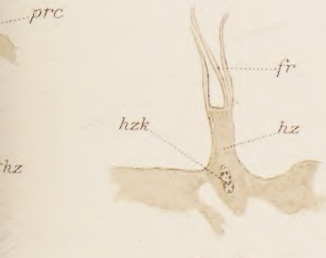


Fig. 19.

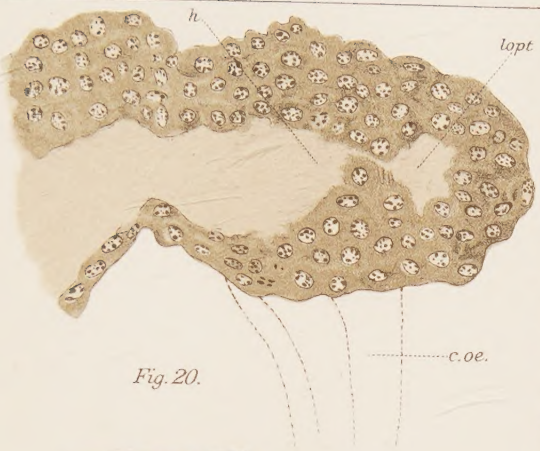


Fig. 20.

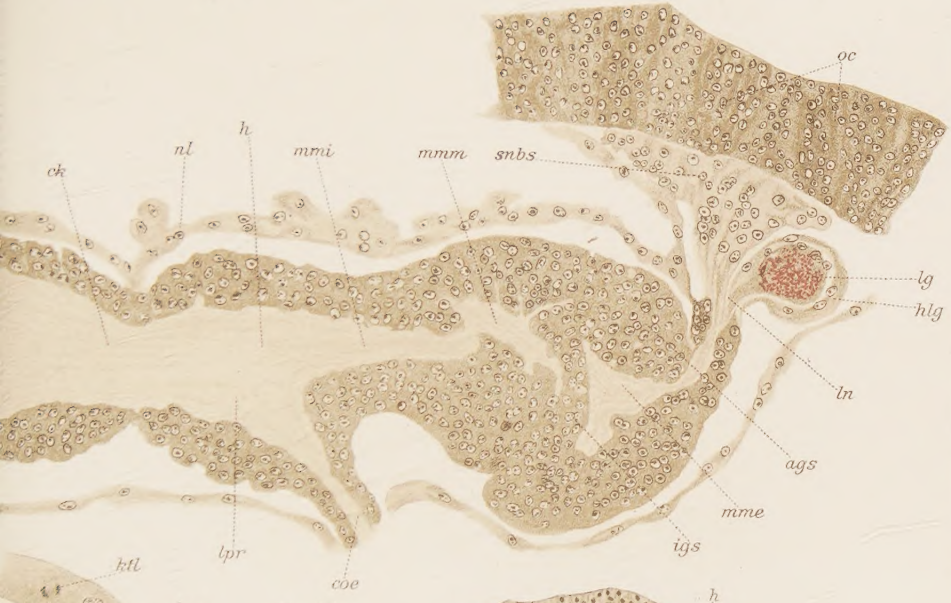


Fig. 22.

Fig. 21.

Lith.Anst.v.K.Wesser,Jena.

Fig. 28.

Fig. 34.

Fig. 30.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.